

Die Heterokonten-Gattung Tribonema

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

von

Eva Hawlitschka

aus Berlin-Friedenau

Tag der Promotion: 25. Juli 1932

Tag der Prüfung: 18. Februar 1932

Jena

Gustav Fischer

1932

Die Heterokonten-Gattung Tribonema

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

von

Eva Hawlitschka

aus Berlin-Friedenau

Tag der Promotion: 25. Juli 1932

Tag der Prüfung: 18. Februar 1932

Jena
Gustav Fischer
1932

Referent: Professor Dr. Diels
Professor Dr. Noack



Abdruck aus
„Pflanzenforschung“
Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem
Heft 15
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Biologischen Abteilung der Preußischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene ausgeführt. Sie verdankt ihr Entstehen der Anregung des Herrn Prof. Dr. Kolkwitz, dem ich für seine freundliche Anteilnahme an der Arbeit und seinen stets fördernden Rat herzlich Dank sage.

Dem Präsidenten der Preußischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Beninde, bin ich zu größtem Dank verpflichtet für die freundliche Ueberlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut.

Den Herren Dr. Bethge, Dr. Gemeinhardt, Dr. Kolbe, Dr. Krieger und vor allen Dingen Herrn Dr. Beger, der während der Tropenreise von Herrn Prof. Dr. Kolkwitz nach Java sich der Leitung der Arbeit besonders annahm, möchte ich an dieser Stelle für ihre wertvollen Ratschläge und Anregungen meinen wärmsten Dank aussprechen.

Herrn Prof. Dr. Diels danke ich herzlichst für die Erlaubnis der Benutzung der reichen Bibliothek und des Herbarmaterials des Botanischen Museums Berlin-Dahlem.

Schließlich danke ich verbindlichst Herrn Dr. G. Fischer für die gediegene Ausstattung der Arbeit.

Berlin, im Juli 1932.

Eva Hawlitschka.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	III
A. Geschichtliche Übersicht.	1
B. Vorkommen von <i>Tribonema</i>	4
a) Geographische Verbreitung	4
b) Verbreitung nach Standorten	5
c) Begleitorganismen von <i>Tribonema</i>	6
C. Kulturversuche	8
a) Besprechungen von Angaben aus dem Schrifttum	8
b) Eigene Kulturen	10
1. Nährlösungen	10
2. Agarnährböden	13
D. Fortpflanzung bei <i>Tribonema</i>	15
a) Vegetative Fortpflanzung	15
1. Akineten	15
Morphologie und Entstehung der Akineten	16
Keimung der Akineten	17
2. Aplanosporen	18
3. Zoosporenbildung	20
b) Sexuelle Fortpflanzung	22
E. Zytologie von <i>Tribonema</i>	23
a) Membranbau	23
b) Inhaltsbestandteile	24
1. Chromatophoren und Kristalle	24
2. Reservestoffe	25
c) Kernuntersuchungen	26
F. Zur Systematik der Gattung <i>Tribonema</i>	27
Zusammenfassung	31
Literatur	33



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533911_0201

A. Geschichtliche Übersicht.

Bei den Vätern der Algologie stellte *Conferva*¹⁾ eine Sammelgattung dar, in der Arten verschiedenster systematischer Zugehörigkeit zusammengefaßt wurden. So schreibt Dillwyn 1809, daß die Conferven als eine natürliche Familie aufzufassen seien, die viel mehr Algenarten umfasse, als eine einfache Gattung; und darum halte er den Versuch, eine Diagnose, die die ganze Gattung umschreibt, aufzustellen, für ebenso töricht wie überflüssig, weil ja nach den Regeln der botanischen Philosophie der Artcharakter durch die Art und Weise der Fortpflanzung bestimmt würde. Diese sei aber bei den Conferven so unendlich verschieden, daß es unmöglich sei, sie alle unter diesem einen Gesichtspunkt zusammenzufassen. Entsprechend dieser Einstellung wurden von ihm und seinen Zeitgenossen *Cyanophyceen*, *Conjugaten*, *Chlorophyceen*, *Rhodophyceen* usw. als *Conferva* bezeichnet.

Selbst Kützinger gibt noch 1849 der Gattung *Conferva* folgende ungenügende Diagnose: *Trichoma simplex non ramosum, membranaceum, flaccidum. Cellulae coelogominicae. Spermatia vera nulla. — In aqua dulci. Virides. Omnes species forte formae steriles Oedogonii.*

Immerhin war inzwischen auf Grund der allmählich fortschreitenden Erkenntnis eine größere Anzahl von sogenannten „*Conferva*-Arten“ einschließlich ihrer Fortpflanzungsweise erforscht und damit aus dem Gattungsumfang ausgeschieden worden. Unter den zurückbleibenden Arten führt Kützinger *Conferva bombycina* Ag. an, auf die in den folgenden Jahren im wesentlichen die Gattung *Conferva* von den Forschern beschränkt wird.

Conferva bombycina wurde von C. A. Agardh zuerst als Art beschrieben. Er stellt sie zu den fädigen, unverzweigten Süßwasseralgen. Seine Diagnose in der Synopsis Algarum Scandinaviae 1817, p. 78 lautet wörtlich: *Conferva bombycina, filis arachnoideis simplicibus longissimis hyalinis, articulis diametro triplo longioribus.*

Conferva sordida. Dillw. t. 60. In aquis stagnantibus profundis Scaniae verno tempore et aestate.

Strata nubiformia fluctuantia, viridi-flavescentia. Fila mucosa, curvata vel recta, longissima, mucosa, hyalina, bombyce tenuiora, hyalina, aequalia. Genicula opaca. Articuli hyalini veluti inanes, tamen in iuniori statu parum in colorem flavum vergunt. Facile dignoscitur filis longissimis, tenuissimis, stratoque flavescente. Exsiccata pallide viridis, chartae laxius adhaeret.

1) Der Name *Conferva* wird schon von Plinius erwähnt. Hier bedeutet *Conferva* Wasserfaden (fadenförmiges Wassergewächs), und wird sprachlich abgeleitet von *confervere*: zusammenheilen von gebrochenen Knochen.

Im Systema Algarum 1824 führt Agardh als Synonyme dieser neu-geschaffenen *Conferva bombycina* an:

Conf. serpentina, Müll. Act. Petrop.

Prolifera composita, Vauch. t. 14. f. 6. (demta ramificatione).

Conf. sordida, Dillw. t. 60. non E. B. — Lymb. t. 46.

Conf. bombycina, Ag. 96 (status iuvenilis).

Conf. fugacissima, Lyngb. t. 46 f. I. 2. — Dillw. t. B.?

Conf. punctalis, Lb.

Als Standorte der *Conferva bombycina* nennt Agardh stagnierende Gewässer Schwedens, Englands und Dänemarks.

1850—1851 hebt Thuret aus der Menge der Conferven die Gattung *Microspora* hervor, zu der er zu Unrecht auch *Conferva bombycina*, und zwar als Synonym von *Microspora monilifera* stellt.

5 Jahre später, 1856, schlagen Derbès und Solier unter Verwendung der Agardhschen *Conferva bombycina* die Aufstellung einer neuen Gattung, „*Tribonema*“¹⁾ vor. Diese wird auf die von den beiden Autoren zuerst beobachtete Zoosporenbildung und die charakteristische Form der Chromatophoren begründet. Sie beschreiben sie folgendermaßen: „Fila libera, articulis omnibus fructiferis, non inflatis. Endochroma in cellula iuniori, corpuseulis haud numerosis irregularibus, inordinatim dispositis, constitutum. Zoosporae in quaque cellula paucae ad placentam centralem nullam vel in conspicuam adhaerentes, circumfracto articulo elabentes.“

Ausführlich schildern sie dann den Zellinhalt ihrer *Tribonema bombycinum*. Die Chloroplasten sind in kleinen Scheiben unregelmäßig nahe der Wandung angeordnet, so daß sie meist den Anschein erwecken, an den Zellrändern zu liegen. Zwischen den Chloroplasten liegen viel kleinere, farblose Körnchen, die unter bestimmten Umständen sich in lebhafter Bewegung, der Brownschen Molekularbewegung ähnlich, befinden. Aber die Bewegung ist nicht dauernd, sondern scheint öfters unterbrochen zu werden. Die Körnchen sind abwechselnd in Ruhe oder Bewegung.

Spätere Autoren fassen beide Gattungen wieder zusammen, so z. B. Kirchner 1878. Auch Wille bezieht in seinen beachtenswerten Beiträgen (1879—1883) *Microspora* wieder in die Gattung *Conferva* ein.

Grundlegend für die weitere Forschung sind die Arbeiten von Lagerheim, der auf Grund der Entwicklungsgeschichte, des Baues der Chromatophoren und des Assimilationsproduktes die Notwendigkeit der Trennung der beiden Gattungen *Tribonema* (*Conferva*) und *Microspora* betont. Er gebraucht die Bezeichnung *Conferva* in demselben Sinne wie Derbès und Solier *Tribonema*. Bei der Gattung *Conferva* behält er nur *Conferva bombycina* Ag., *Conferva utriculosa* Kütz. und andere *Conferva* Willes mit scheibenförmigen, nicht stärkeführenden Chromatophoren. Jüngere Autoren wie Heering und Hazen gehen auf Lagerheim zurück.

1) *Tribonema* bedeutet, wie aus der Originaldiagnose hervorgeht, „Zerreißel“. Bei der Sporenbildung tritt ein starker Zerfall der Fäden ein.

Wir unterscheiden also bei der geschichtlichen Betrachtung der Arbeiten über *Tribonema* mehrere Entwicklungsreihen. Aus dem Sammelbegriff *Conferva*, wie ihn Dillwyn kennzeichnet und Agardh und Kützing ihn übernehmen, wird von Thuret einerseits *Microspora*, von Derbès und Solier andererseits *Tribonema* als fest umgrenzte Gattung hervorgehoben. Spätere Autoren führen Arten dieser beiden Gattungen wieder unter dem Namen *Conferva*. Schließlich gründet Lagerheim die Gattung *Conferva* im wesentlichen auf die Merkmale, die Derbès und Solier für *Tribonema* angeben, und trennt damit endgültig im Gegensatz zu Wille *Microspora* von *Conferva*.

In der Folgezeit finden wir in der Literatur wiederholt die Bezeichnung *Conferva* im Sinne Lagerheims für *Tribonema*. So verteidigt Collins noch 1912 den Gattungsnamen *Conferva* gegen den Vorschlag Hazens, die Gattung *Conferva* vollkommen aufzugeben zugunsten der von Derbès und Solier 1856 aufgestellten Gattung *Tribonema*. Im übrigen modernen Schrifttum überwiegt jedoch die Bezeichnung *Tribonema* — so z. B. auch bei Pascher, Printz und Collins (1928) u. a.

Vom nomenklatorischen Standpunkte aus kann allein *Tribonema* Gültigkeit besitzen. Diese Auffassung ist darin begründet, daß *Conferva bombycina* nicht von Linné selbst aufgestellt worden ist. Die erste von ihm beschriebene Art ist *Conferva rivularis*, die gegenwärtig zu der Gattung *Rhizoclonium* gerechnet wird. Die erst später von Agardh aufgestellte *Conferva bombycina* ist von Derbès und Solier zum Ausgangstypus der neuen Gattung *Tribonema* gewählt worden. Somit ist ein Rückgreifen auf den Gattungsnamen *Conferva* nicht berechtigt.

Solange man noch nicht die grundlegenden Unterschiede zwischen den Arten *Microspora* und *Tribonema* erkannt hatte, wurde selbstverständlich *Tribonema* zu den *Euchlorophyceen*, und zwar den *Ulotrichales* gestellt. Erst die Arbeiten von Lagerheim, Bohlin und Luther haben unsere Kenntnis über die Algengattung *Conferva* erweitert; und so stellte Luther 1899 eine Reihe Organismen, die alle bisher zu den *Chlorophyceen* gerechnet wurden, sich aber durch den Bau der Membran, Form und Farbe der Chromatophoren, ihre Assimilate und nicht zuletzt die ungleichen Geißeln ihrer Schwärmerstadien von den *Chlorophyceen* grundlegend unterscheiden, in der Reihe der *Heterokontae* zusammen.

In den letzten Jahrzehnten hat sich diese Auffassung immer mehr durchgesetzt und in den großen, systematischen Werken von Oltmanns, Engler-Prantl, Wettstein und Pascher werden die *Heterokonten* als eine natürliche, aus den Flagellaten unmittelbar herstammende Entwicklungsreihe anerkannt.

Doch noch lange nicht ist die Stellung der *Heterokonten* im System geklärt. Wettstein und Schußnig führen die *Heterokonten* noch als provisorische Gruppe der *Chlorophyceen*, während Pascher, dessen Arbeiten über die *Heterokonten* grundlegend für unsere heutige Kenntnis dieser Algengruppe sind, immer wieder auf die Uebereinstimmungen zwischen den *Diatomeen*, *Heterokonten* und *Chrysomonaden* hinweist und auf Grund der engeren Verwandtschaft

dieser drei Algenreihen sie zum Stamme der *Chrysophyta* vereinigt. Dieselbe Auffassung vertritt auch Oltmanns, indem er die *Heterokonten* zwischen die *Chrysophyceen* und *Cryptomonadales* stellt. Allorge schlägt vor, die *Heterokonten* in *Xanthophyceen* umzubenennen, um so ihre Parallelstellung zu *Chlorophyceen*, *Phaeophyceen* und *Rhodophyceen* anzudeuten. Geitler wieder hält den Karotinreichtum der *Heterokonten* für kein konstantes diagnostisches Merkmal, so daß es nicht als allgemeingültiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den *Chlorophyceen* bezeichnet werden könne. Doch hält er die Aufrechterhaltung der *Heterokonten* als eigene, durch ihren Begeißelungstypus gekennzeichnete Gruppe für gerechtfertigt.

Nicht unerwähnt bleibe, daß gegenüber dieser vorherrschenden Auffassung Steinecke auf Grund seiner serodiagnostischen Untersuchungen der Auffassung zuneigt, daß *Tribonema* sich über *Microspora* von den *Ulotrichales* ableitet und zu den *Euglenen* überführt, so daß er damit der ursprünglichen Auffassung zuneigt.

B. Vorkommen von *Tribonema*.

a) Geographische Verbreitung.

Nach Literaturangaben gehört *Tribonema* in den ausgesprochen tropischen Gebieten zu den seltenen Algengattungen. So betont Fritsch, daß die gesamte Gruppe der *Confervales* nur in geringem Maße in den Tropen vertreten sei; nur 3 Arten (*Characiopsis*, *Tribonema* und *Ophiocytium*) habe er beobachtet, und außer *Ophiocytium* immer nur in geringer Anzahl. In Ceylon habe er nur gelegentlich Fäden von *Tribonema* im Süßwasser gefunden.

Borge zählt unter den Zellpflanzen Ostafrikas eine *Tribonema* sp. „Filamenta adsepta non constricta cellulis cylindricis, 4,5—6 μ crassis, diametro 2—5 plo longioribus; Chlorophora 4“, die Bruno Schröder im Dodwebache im Pflanzgarten in Amani gesammelt hat.

Die von Nordstedt von den Sandwichinseln beschriebene *Conferva sandvicensis* Ag. (syst. alg. p. 92) dürfte allem Anschein nach, nach Beschreibung und Abbildung nicht zur Gattung *Tribonema* zu rechnen sein. Nach Schmidle 91, S. 3 ist sie zu *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz. Stockmeyer, α) typicum (De Toni) zu ziehen.

Häufiger findet sich *Tribonema* in den übrigen Teilen der Erde, von den Subtropen bis zu den kalten Zonen. In Südafrika fand Fritsch *Tribonema bombycinum* forma *genuinum* z. B. in einem seichten Bergbach, der von breiten Bäumen beschattet langsam dahinfloß unterhalb von Long Kloof on the Twelve Apostle's Range, etwa 2000 Fuß über dem Meeresspiegel.

Fundstellen für *Tribonema bombycinum* forma *minus* erwähnt er aus der Umgebung von Kapstadt. Auch bedeutend weiter nördlich im Griqualand West wurde *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. form. *minus* WILLE gefunden.

Lowe betont, daß *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. form. *tenue* HAZEN häufig in Zentralkanada sowie im arktischen Kanada vorkommt. Er erwähnt, daß diese schmale Form der Art „*bombycinum*“ in den meisten Teilen der Welt allgemein, wenn auch nicht so häufig sei wie die breitere Form. Er gibt für letztere als Fundstellen eine Lagune westlich von Martin Point bei der Herschel-Insel und bei Kap Bathurst an. Aber nirgends kam sie in großen Mengen vor.

In Südpatagonien fand Borge in Tümpeln und Bächen verschiedentlich *Tribonema*-Arten, die er als *Tribonema bombycinum*, dann *Tribonema cylindricum* und *Tribonema tenerrimum* bestimmt.

Aus Argentinien gibt er als Fundort für *Tribonema bombycinum* AG. Puna de Atacama bei Tusle unweit Mina Concordia in einem seichten Bache 4000—5000 Meter ü. d. M. an.

Schließlich ist auch in Australien *Tribonema* gefunden worden. So führt Borge *Tribonema bombycinum* AG. form. *genuinum* WILLE und *minus* WILLE aus einigen Aufsammlungen ohne Ortsangaben an; Schmidle erwähnt *Tribonema bombycinum* form. *pallidum* KÜTZ. zusammen mit *Microspora abbreviata* (RABH.) LAG. im Benen Park bei Brisbane. Möbius glaubt in den Sümpfen von Fairfield *Tribonema bombycinum* (AG.) LAGH. gefunden zu haben. Doch hat er nur Alkoholmaterial untersucht und läßt selber die Frage offen, ob es sich wirklich um diese Art handelt.

Aus allem geht hervor, daß die Gattung *Tribonema* mehr in den gemäßigten und kalten Zonen verbreitet ist als in den wärmeren Ländern.

b) Verbreitung nach Standorten.

In Europa ist die Gattung *Tribonema* allgemein verbreitet. Sie kommt vorwiegend in kleinen, stagnierenden Gewässern vor, findet sich aber auch bisweilen in schwach fließenden Wasserläufen. In neuerer Zeit ist sie auch als eine Besiedlerin tropfender Felsen und als Bewohnerin des Erdbodens mehrfach bekannt geworden. Ersteres berichtet Petersen von Island und Dänemark, letzteres derselbe Autor sowie auch Bristol aus England.

Ein etwas absonderliches Vorkommen stellte Lemmermann fest, als er in den Schläuchen einer bei Itapura (Brasilien) gesammelten *Utricularia* spec. *Tribonema* nachweisen konnte.

Die Verteilung der Arten scheint jedoch nach den bisherigen Kenntnissen nicht von den spezifischen Charakteren der genannten Gewässer abzuhängen derart, daß die einzelne Spezies an bestimmte Säuregrade angepaßt wäre. Vielmehr kommen alle Arten an den verschiedensten Standorten vor.

Im allgemeinen pflegen die *Tribonema*-Arten nicht das ganze Jahr über an demselben Standort sichtbar entwickelt zu sein. So kam *Tribonema minus* in Tümpeln und Gräben in der Umgegend Berlins (Teich bei Jühnsdorf, Graben bei Wietstock) im Juli vor, während diese Fundstellen im Frühjahr und Herbst ganz versagten. Andere Tümpel dagegen, z. B.

der sogenannte „Callateich“¹⁾ im Wildpark bei Potsdam, bot Material das ganze Jahr hindurch, solange er nicht gefroren war. Nach der Frostperiode im März 1931 war *Tribonema* beinahe vollkommen verdrängt von *Microspora floccosa*.

c) Begleitorganismen von *Tribonema*.

Überhaupt ist es auffällig, daß im Frühjahr 1931 *Tribonema*, von den verschiedensten Standorten entnommen, stets stark mit *Microspora* versetzt war, was 1930 nicht in dem Maße der Fall war. Vergl. Fritsch und Rich 1913.

Anscheinend sind die ökologischen Bedingungen für *Tribonema* und *Microspora* recht ähnlich, so daß *Microspora* besonders häufig mit *Tribonema* assoziiert ist. Ziemlich regelmäßig ist auch Diatomeenbewuchs auf *Tribonema* zu beobachten. Bei $\pm$ stark schwankender pH-Konzentration scheinen sich keine Organismen auf *Tribonema* ansiedeln zu können. Bei ständig saurem Wasser, pH = 5—6 (Callateich, Wildpark), siedeln sich *Xenococcus gracilis* und *Characium*-Arten darauf an.

Als ziemlich regelmäßige Begleiter der *Tribonema* seien ferner hervorgehoben:

Oedogonium sp., *Microspora floccosa*, *Microspora willeana*, *Scenedesmus quadricauda*, *Vaucheria sessilis*, *Trachelomonas volvocina*, *Micrasterias rotata*, *Closterium ehrenbergii*, *Raphidium falcatum*, *Characium spec.*, *Hormidium flaccidum*, *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Coccomyxa lacustris* CHODAT, *Ophiocytium*, *Zygnema* sp.; Diatomeen: *Eunotia lunaris*, *Meridion circulare*, *Melosira italica*.

Wichtig erscheint es ferner noch, an dieser Stelle der Eisenbakterien zu gedenken, die nicht selten den *Tribonema*-Fäden aufsitzen. So enthielt ein *Tribonema*-Material aus Schweden, das einer Eisenquelle auf einer Wiese bei Löt-Malmby entnommen war, *Leptothrix ochracea*, *Gallionella* sp. und schließlich *Siderocystis confervarum*. Schon lange war älteren Autoren aufgefallen, daß *Tribonema*-Fäden im eisenhaltigen Wasser sich mit braunen Eisenoxydpanzern umgaben. So hatte man sogar eine eigene Gattung *Psichohormium* aufgestellt. Hanstein sowie Molisch erklärten diese Eisenablagerungen der *Tribonema* mit der Annahme, daß die nach CO₂ gierigen Algen den im Wasser gelösten Spatheisenstein aufnehmen, die Kohlensäure desselben an sich reißen und das mittels des frei werdenden Sauerstoffs oxydierte Eisen wieder abscheiden. Auch Gaidukov pflichtet dieser Ansicht bei, erklärt aber die Speicherung des Eisens biologisch in erster Linie als Schutz und mechanische Vorrichtung. Er schreibt, daß bei der *Tribonema* die Einspeicherung des Eisens noch einen besonderen Nutzen hat, nämlich das Ruhestadium dieser Alge zu schützen. Nach seinen Beobachtungen waren die Fäden des vegetativen Stadiums der *Tribonema* ganz eisenfrei, und die Eisenspeicherung trat erst bei der Bildung der Akineten ein. In diesem Zustand sank die Alge auf den Boden. Gaidukov hält es für möglich, daß sie in diesem eisenhaltigen Zustand überwintert.

1) Vgl. Höll, Pflanzenforschung, Heft 11. 1928.

Erst Cholodny erkannte, daß die „Psychohormium-Bildungen“ keine Verdickungen der Zellmembranen darstellen; er schreibt die Bildung dieser Knöllchen der Lebenstätigkeit einer Eisenbakterienart *Sideromonas confervarum* zu. Er beobachtet in den innerhalb der Gallerte gelegenen Algenzellen eine Hypertrophie des Chlorophyllapparates, wodurch diese Zellen eine dunkelgrüne Farbe bekommen. Zugleich findet eine beträchtliche Aufspeicherung von Reservestoffen statt. Er hält diese „modifizierten Zellen“¹⁾ für ein Ruhestadium der Algen und zieht aus der Bildung dieser Ruhestadien innerhalb der Zelle den Schluß, daß das Zusammenleben von *Sideromonas* und *Tribonema* den Charakter einer Symbiose hat. Sollte diese Auffassung richtig sein, so kann die Symbiose meines Erachtens doch nur fakultativen Charakter besitzen, da man *Tribonema* ebenso häufig wie in eisenhaltigem auch in eisenfreiem Wasser findet, und zwar in letzterem ohne Eisenoxydpanzer.

Auffällig erschien es mir, daß eine Massenentwicklung von *Spirogyra* nie Hand in Hand mit der von *Tribonema* ging. Z. B. hatten sich im Juli 1930 im mittleren Seerosenteich des Botan. Gartens, Berlin, vor dem Victoria regia-Haus bräunliche Algenwatten entwickelt, die vorwiegend aus einer *Tribonema bombycinum* von etwa 10—13 μ Breite mit zahlreichen kleinen Chromatophoren bestanden. Daneben fanden sich als Begleiter u. a. von Fadenalgen in geringen Mengen *Vaucheria* sp. und vereinzelt auch *Spirogyren*. Nach wenigen Wochen zeigte eine am selben Ort entnommene Algenprobe nur noch *Spirogyren*; *Tribonema* war vollkommen verschwunden. Eine Wasseranalyse²⁾ ergab folgenden Befund:

pH	= 7,34
Cl	= 10
CaO	= 63
MgO	= 19
Gesamthärte	= 9

Während des Winters wurde der Teich abgelassen und die Seerosen mit Laub und Stroh gegen den Frost geschützt. Im Juni 1931 fand sich neben *Cladophora* und *Vaucheria* wieder *Tribonema*. Der pH-Wert betrug 6,97. Nun wurde ungefähr alle 14 Tage eine Probe dem Teiche entnommen, doch konnte *Tribonema* darin stets nur vereinzelt wahrgenommen werden. Eine Anreicherung wie im Vorjahre fand nicht statt. Im Oktober 1931 herrschte wieder *Spirogyra* sp. vor.

Meine Kulturversuche hatten, wie ich später noch ausführlich darlegen werde, ergeben, daß *Tribonema* auf saurem Nährboden besser gedeiht als auf neutralem. Auf alkalischem wuchs sie überhaupt nicht an. So glaubte ich erst, daß das vollkommene Verschwinden von *Tribonema* und zugleich das

1) Im Gegensatz zu Cholodny hält Uspenski die Hypertrophie des Chlorophyllapparates für eine Eisenvergiftung.

2) Die Wasseranalysen wurden liebenswürdigerweise von der Chem. Abteilung der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene angefertigt.

Ueberhandnehmen von *Spirogyra* auf einer Schwankung der pH-Konzentration des Teichwassers beruhte.¹⁾

Nach Wehrle jedoch liegt bei *Tribonema* die Spanne für den pH-Wert zwischen 5—8. Meine regelmäßigen Beobachtungen der *Tribonema*-Fundstellen und Messung ihres pH-Wertes ergaben, daß die Wasserstoffionenkonzentration dieser kleinen Tümpel und Gräben durch heftigen Regen oder umgekehrt wochenlange Hitze doch Schwankungen unterworfen ist, ohne daß *Tribonema* bei alkalischer Reaktion des Wassers gleich zugrunde geht.

Nach Uspenski soll indessen ein ausschlaggebender Faktor für das Gedeihen von *Tribonema* der höhere Eisengehalt des Wassers sein. Nach allen Beobachtungen tritt *Tribonema* als relativ fester Eisenorganismus auf an solchen Stellen, wo der Eisengehalt andere Konkurrenten fernhält, und wo sich der pH-Wert etwa um 6 bewegt, mit kleinen Amplituden ins Saure oder Alkalische. Doch scheint sie innerhalb dieser Amplitude mehr dem Säuren den Vorzug zu geben.

C. Kulturversuche.

a) Besprechungen von Angaben aus dem Schrifttum.

Tribonema wurde schon von verschiedenen Autoren auf flüssigem oder festem Substrate gezogen. So hat Klebs 1894 *Tribonema minus* im Aquarium mit ständigem Wasserdurchfluß kultiviert, und nur während des Winters, als sie im Wachstum zurückging, einen Teil in Knopsche Nährsalzlösung gebracht.

Gerneck (1907) benutzte als Kulturflüssigkeit für *Tribonema bombycinum* Beijerincks Nährlösung, in welcher sich die Alge „sehr reichlich als dunkelgrüne, fädige Masse entwickelte und in der sie auch zu lebhaftem Schwärmen gelangte.“ Bei beiden Autoren handelt es sich allem Anschein nach nur um artreine Kulturen.

Die ersten bakterienfreien Reinkulturen wurden von R. Chodat gezüchtet. Die dabei verwandte Kulturflüssigkeit besaß (nach Kufferath²⁾) folgende Zusammensetzung:

Wasser	1000,00 g
Calciumnitrit	1,00 g
Kaliummonophosphat	0,25 g
Magnesiumsulfat	0,25 g
Kaliumchlorid	0,25 g
Von einer sehr verdünnten Eisenchloridlösung	mehrere Tropfen
Die Konzentration des Salzgemisches beträgt auf 1000 = 1,75.	

1) Meine Annahme schien sich zu bestätigen, da die pH-Konzentration von Wasserproben aus *Spirogyra*-reichen Tümpeln stets zwischen 7 und 7,5 lag, während *Tribonema* sich vorwiegend in mäßig sauren bis stark sauren Gewässern findet. So zeigt der sogenannte Callateich, Wildpark, am

10. 9. 1930: pH = 5,63

27. 4. 1931: pH = 6,30

13. 6. 1931: pH = 4,10.

2) Kufferath, La culture des algues. Publication de la Revue algologique, Paris 1930, gibt eine Zusammenstellung der von Chodat benutzten Nährsubstrate.

Zu dieser Nährlösung aus Mineralsalzen fügte Chodat noch Zuckerarten und Pepton hinzu. Nach seinen Angaben wuchs *Tribonema bombycinum* langsam auf „Agar-Detmer $\frac{1}{3}$ “ und bildete einen gekräuselten grünen Rasen. Milchezucker konnte ähnliche Zuckerarten nicht ersetzen; dagegen steigerte Traubenzucker das Wachstum von *Tribonema* außerordentlich. Sie bildete schon nach einem Monat auf Glukose-Agar eine dünne häutige Decke, schön gekräuselt von einem etwas schmutzigen Grün, jedenfalls nie dunkelgrün. Verglichen mit anderen fädigen Algen, die Chodat in Kultur hatte, wuchs sie auf diesem Substrat am schnellsten. Bereits nach 20 Tagen bedeckte sie eine Oberfläche von 5 cm Durchmesser. Auf Gelatine wuchs sie gut an, ohne diese zu verflüssigen. Rohrzucker hatte die gleiche Wirkung wie Traubenzucker. Pepton dagegen hinderte das Wachstum der *Tribonema* außerordentlich. Bei vergleichsweise angesetzten Kulturen auf 2proz. Glukose-Agar und andererseits auf 2proz. Glukose-Agar mit einem Zusatz von 0,1 Proz. Pepton ergab sich, daß auf letzterem die Alge sich nur wenig ausbreitete, während die Kultur ohne Pepton in derselben Zeit die ganze Oberfläche der Kulturschale bewuchs. Chodat betont aber verschiedentlich, daß *Tribonema* auf Traubenzucker-Agar fast ganz farblos wird.

Poulton verwendet als Nährlösung ähnliche Zusammensetzungen wie Chodat. Sie schreibt, daß auf einem Substrat von der Zusammensetzung:

Glukose	2 %
Pepton	0,1 %
Agar	1,5 %
Nährlösung nach Detmer	$\frac{1}{3}$

die Kulturen innerhalb von 14 Tagen 2 cm Durchmesser erreichten. Bei einer anderen Konzentration:

Agar	1,5 %
Pepton	0,04 %
Nährlösung nach Detmer	$\frac{1}{3}$

war das Wachstum schneller. Innerhalb von 14 Tagen war die ganze Oberfläche des Agar im Durchmesser von 5 cm mit *Tribonema* bedeckt. Auf

Agar	1,2 %
Nährlösung nach Detmer	$\frac{1}{3}$

ohne Traubenzucker oder Pepton wuchs nach Angaben von Poulton die Alge viel langsamer. Nach 5 Wochen besaß die Kultur einen Durchmesser von 2 cm.

Auch auf sterilisierten Tonschalen, die mit einer Lösung von

Glukose	2 %
Pepton	0,1 %
Nährlösung nach Detmer	$\frac{1}{3}$

getränkt wurden, gedieh *Tribonema*. Auch hier hatten die Zellen das gewöhnliche Aussehen, nur enthielten sie viel fettes Oel.

Poulton kultivierte auch in flüssigem Substrat. Als besonders günstig gibt sie folgende Zusammensetzung an:

Glukose	2 %
Pepton	0,25 % oder 0,1 %
Nährlösung nach Detmer	$\frac{1}{3}$

Bei einer Lösung von

Detmer . . .	$\frac{1}{3}$
Glukose . . .	2 %

zeigte sich keine Entwicklung der Fäden.

b) Eigene Kulturen.

Die vorstehenden Angaben aus der Literatur lassen erkennen, daß, physiologisch gesprochen, *Tribonema* sich auch mixotroph ernährt.

Da nun nach meinen Erfahrungen in der freien Natur für die Alge eine Saprobie im ökologischen Sinne nicht zu bestehen scheint, so bemühte ich mich, Reinkulturen ohne Verwendung organischer Stoffe herzustellen.

In erster Linie wurden die Kulturen angelegt, um stets frisches, gebrauchsfertiges Material für physiologische Versuche zur Hand zu haben. So galt es, das günstigste Nährsubstrat ausfindig zu machen, um das Wachstum der *Tribonema* zu steigern und dabei doch Entartungen oder Erschöpfungserscheinungen in ihren Zellen zu vermeiden.

Andererseits war es erforderlich, um systematische Studien treiben zu können, zu artreinen, bakterienfreien Kulturen zu kommen.

Die Alge wurde in flüssigem Substrat, auf Agar und schließlich auf aus- geglühtem Sand kultiviert. Als Grundlage wurden bei allen Kulturen Nährsalztabletten nach Kolkwitz benutzt, die folgende Zusammensetzung haben:

Salz	g	%	Gewicht pro Tabl. von 1,003 g
KNO ₃	20	56,980	0,57
CaSO ₄	7	19,943	0,20
KH ₂ PO ₄	5	14,245	0,14
MgSO ₄	3	8,547	0,09
FeCl ₃	0,1	0,285	0,003

1. Nährlösungen.

Tribonema wurde in Rundkolben von ca. 150 ccm Inhalt in Nährlösungen von folgender Zusammensetzung kultiviert:

- a) 1 Nährsalztablette
2000 ccm dest. Wasser
oder
- b) 1 Nährsalztablette
2000 ccm Leitungswasser.

Die Kölbehen wurden je mit 100 ccm dieser Nährlösung beschickt. Nach kurzer Zeit zeigte sich ein wesentlich besseres Wachstum bei a), so daß später

nur dest. Wasser verwendet wurde. Die Wasserstoffionenkonzentration der Nährlösungen war durchschnittlich 5,68 bis 6,37¹⁾.

Um das Wachstum der Alge zu beschleunigen, wurden die Kölbchen tagsüber von einer 200 Watt-Lampe bestrahlt. Zunächst brannte die Lampe Tag und Nacht, was für das Wachstum der *Tribonema* sehr günstig war; doch wurde die Alge, wie sich später herausstellte, durch die dauernde Bestrahlung unfähig zur Zoosporenbildung. *Tribonema* wuchs in den ersten Wochen vortrefflich, und bald durchzogen ihre zarten Fäden die ganze Flüssigkeit. Das frische Material zeigte meist relativ dünnwandige Fäden mit deutlich abgegrenzten, scheibenförmigen Chromatophoren; Der Kern hingegen war im ungefärbten Material nicht sichtbar. Nach einiger Zeit jedoch veränderte die Alge ihr Aussehen. In Fäden aus älteren Kulturen waren die Chromatophoren häufig nicht mehr erkennbar. Sie flossen scheinbar ineinander über, und die Zelle schien von einer homogenen, grünen Masse erfüllt zu sein, von der sich der Kern durch seine dunklere bräunliche Färbung deutlich abhob²⁾. Nach einigen Wochen hörte in den Kölbchen das Wachstum auf, die Algenmasse flockte sich am Boden zusammen und bekam ein farbloses, ungesundes Grün. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß der Kern ohne Färbung deutlich hervortrat, während die Chromatophoren ineinander zu fließen schienen. Diese Erscheinung beruht nach Schmitz darauf, daß die Zellmembran nicht in demselben Maße wächst, wie das Flächenwachstum der Chromatophoren erfolgt. Man kann diese Beobachtung häufig bei Algen machen, die man ihrem natürlichen Standort entnimmt und nun im Zimmer unter anderen Lebensbedingungen weiter kultiviert. Solche Zellveränderungen können ein Zeichen dafür sein, daß die Alge in einen Dauerzustand übergeht. So zeigten die Fäden in diesem Zustand häufig stark verdickte Wandungen, ja es traten Mißbildungen auf, wie sie Gerneck 1907 als Involutionsformen bezeichnet.

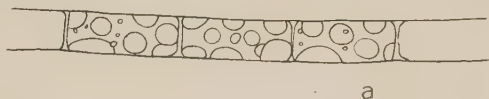


Abb. 1a. Frisches Material von *Tribonema bimeleatum* sp. nov. Vergr. ca. 1000.

So zeigt Zeichnung 1a Material, das gerade seinem Standorte frisch entnommen ist. Die Wandung ist zart und die H-förmige Struktur ohne Quellungsmittel nicht ohne weiteres erkennbar. Die Chromatophoren sind deutlich abgegrenzt, scheibchenartig.

Zeichnung 1b ist nach Material gezeichnet, das aus einer 6 Monate alten Kultur stammt. Die Wände sind stark verdickt, der Zellinhalt ist unklar, verschwommen, scheinbar eine homogene, grüne Plasmamasse, die sich an den Wänden aufstülpt. Es handelt sich hier um dieselbe Art. Im übrigen gilt das Gesagte auch für Agar- und Sandkulturen.

Unter dem Einfluß starker chemischer oder physikalischer Reize erhielten die Chromatophoren wieder ihre scharf umrissene Form, und der Kern wurde

1) Es wurde destilliertes Wasser genommen, das jeweils vorrätig war. Je länger es stand, um so reicher war es an CO₂. Daher wohl die Schwankungen von pH.

2) Bohlin bemerkt: „Lebhaft assimilierende *Conferva*-Zellen füllen sich mit einer lichtbrechenden Flüssigkeit, die die Zellkerne zum Vorschein kommen läßt.“

wieder unsichtbar. Dieser Vorgang wurde häufig beobachtet bei den Versuchen, durch Inulin Zoosporenbildung hervorzurufen¹⁾. Dasselbe trat auch bei einer alten Kultur ein, die im Winter zu einem Gefrierversuch ins Freie gestellt worden war. Diese am 8. September 1930 angesetzte Kultur wurde am 29. Januar 1931 auf das Dach gestellt. In den folgenden Wochen taute sie mehrfach auf und gefror wieder. Am 13. März 1931 wurde sie, da endgültig Tauwetter eingetreten war, wieder ins Zimmer zurückgebracht. Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich, neben vielen erfrorenen, auch tadellos erhaltene lebende Fäden, mit deutlich abgegrenzten, linsenförmigen Chromatophoren. Die Membran dieser Fäden zeigte keinerlei Abweichung von der des Ausgangsmaterials.

Ähnliche Erschöpfungserscheinungen der Kulturen beobachtete auch Poulton bei ihren Wasserkulturen, die bei ihr nach 3 Monaten braun und



Abb. 1b. Material aus einer 6 Monate alten Kultur von *Tribonema binucleatum* sp. nov. Vergr. ca. 1000.

farblos wurden, und erklärt sie durch Nahrungsmangel. Vielleicht ist aber die Ursache dieser Er-

scheinung eine Vergiftung der Alge, die durch ihre eigenen Stoffwechselprodukte hervorgerufen wurde.

Gelang es, diese Abfallstoffe der Alge zu adsorbieren, so mußten die Kulturen bedeutend länger gesund bleiben.

Bei einer neuen Versuchsreihe wurden 50 Proz. der Kölbchen mit einigen Körnchen „Kohlegranulat“ von Merck beschickt. 50 Proz. wurden zur Kontrolle wie bisher ohne Kohle belassen. Die Fäden in den mit Kohle versehenen Kölbchen behielten bedeutend länger ihr gesundes normales Aussehen. Z. B. zeigte ein Kölbchen mit Nährlösung vom 16. Januar 1931 mit Kohle beschickt üppiges Wachstum. Ende September desselben Jahres waren an den Fäden noch keinerlei Degenerationserscheinungen wahrzunehmen. Allerdings hatten sie große Mengen Volutin und fettes Oel gespeichert und bildeten gerade in den Tagen der Untersuchung im September zahlreiche Zoosporen, ohne daß ich die Kulturbedingungen verändert hatte.

Noch besseres Wachstum als in der erwähnten Nährlösung wurde in Erdabkochungen nach Schreiber und Foyn erzielt: 500 g lufttrockene Gartenerde pro Liter dest. Wasser läßt man 24 Stunden stehen, dann wird die Aufschwemmung 1 Stunde im Dampftopf gekocht. Das Filtrat wird bis zur mittelgelben Farbe²⁾ verdünnt, und von dieser Verdünnung werden schließlich 50 ccm pro Liter Nährlösung verwandt. Die endgültige Vorschrift für die neue Nährlösung lautet also:

50 ccm verdünnte Erdabkochung,
 $\frac{1}{2}$ Nährsalztablette,
 dest. Wasser ad 1000 ccm.

Die Wasserstoffionenkonzentration betrug 5,36.

1) Vgl. Kapitel: Fortpflanzung bei *Tribonema*.

2) Nach dem Ostwaldschen Farbnormenatlas in 4 cm Schichtdicke: 2ea.

2. Agar-Kulturen.

Wenn auch die auf die angegebene Weise erhaltenen Wasserkulturen recht günstige Ergebnisse zeigten, so besitzen sie nach meinen Erfahrungen doch den Nachteil, daß die Fadenmassen in sich zusammenfallen, sobald man den Kulturkölbchen eine Probe entnimmt. Um den Mißstand zu vermeiden, ging ich daher später dazu über, *Tribonema* auf festem Substrat zu kultivieren.

Es wurden Petrischalen ausgegossen mit Nähragar von folgender Vorschrift:

- I Agar 0,5 %,

½ Nährsalztablette,

1000 ccm Leitungswasser.

Ursprünglich wurde die Menge des Agar variiert, es wurde 1 Proz. und sogar 1,5 Proz. Agar verwendet, doch erwies sich die Konzentration von 0,5 Proz. in der Folge als die günstigste. In Rohkulturen wurde *Tribonema* auf diesem Nähragar in der Regel von anderen, begleitenden Algen (besonders *Diatomeen* und *Chlorella*) überwuchert. Die Erklärung dafür ergab sich daraus, daß das verwendete Substrat zu stark alkalisch war. Der pH-Wert des Nähragar I ergab 7,78.

So lag der Versuch nahe, den pH-Wert des Nähragar herabzusetzen. Dies gelang durch Zusatz von 150 ccm einer 0,1proz. Lösung von Kaliummonophosphat zur vorhergehenden Vorschrift.

- II Agar 0,5 %,

½ Nährsalztablette,

150 ccm 0,1 %ige Kaliummonophosphatlösung

mit Leitungswasser auf 1000 ccm Lösung

ergänzt.

Der pH-Wert ergab 6,23.

Durch Hinzufügen größerer Mengen Kaliummonophosphatlösung wurde der Nähragar noch saurer. So zeigte Nähragar III von der Zusammensetzung

- III Agar 0,5 %,

½ Nährsalztablette,

200 ccm 0,1 %ige Kaliummonophosphatlösung,

dest. Wasser ad 1000 ccm¹⁾.

pH = 5,72.

Nähragar IV mit 300 ccm 0,1proz. Kaliummonophosphatlösung hatte pH = 5,54.

Ein weiterer Zusatz von Kaliummonophosphatlösung verfehlte seinen Zweck. Die Nährsalztablette wirkte als Puffer und hob die ansäuernde Wirkung der Lösung zum Teil wieder auf.

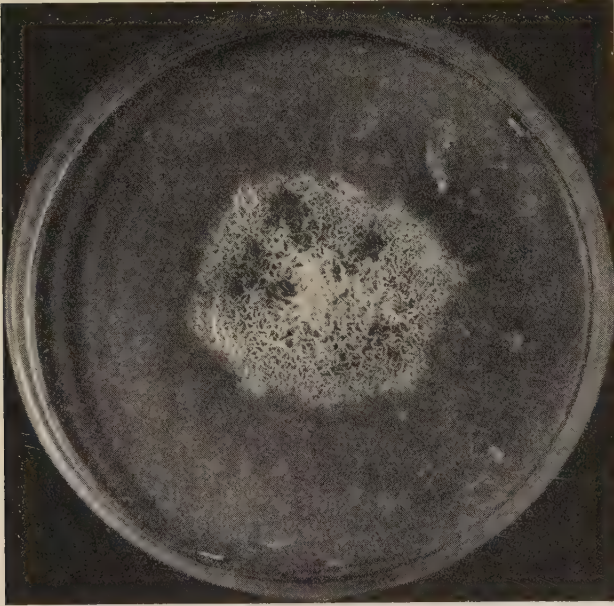
Das Ergebnis der Kulturen auf Nähragar II—IV war überraschend gut. Innerhalb von 14 Tagen bis 3 Wochen bedeckten die *Tribonema*-Fäden einen

1) Es war gleichgültig für die Wirkung des Nähragar, ob Leitungswasser oder destilliertes Wasser genommen wurde. Doch wurde von Nähragar III ab nur noch destilliertes Wasser verwendet.

großen Teil der Agar-Oberfläche, und es gelang bald, durch Isolieren artreine Kulturen zu erreichen.

Die Photographie zeigt eine ausgetrocknete Agarkultur, auf der die Wuchsform der *Tribonemen*, die auf festem Substrat für sie charakteristisch zu sein scheint, besonders deutlich hervortritt.

Um bakterienreine Kulturen zu erhalten, wurden die pH -Werte schrittweise weiter abgesenkt. Da die saure Wirkung des Kaliummonophosphat zu Beiz-



versuchen nicht genügte, wurden neue Versuchsreihen aufgestellt. Nähragar V mit folgender Zusammensetzung:

V Agar 0,5 %,
1 Nährsalztablette,
Kaliumchlorid 7,0 g,
 $250 \text{ ccm} \frac{n}{1000} \text{ HCl-}$
Lösung,
dest. Wasser ad
1000 ccm

zeigte $pH=5,8$, entsprach also darin noch Nähragar III und IV. *Tribonema* wuchs auf diesem Agar auch an, gelangte aber nicht zu der üppigen Fülle

Abb. 2. Lockige Wuchsform von *Tribonema* auf Agar. Nat. Gr.

der Kulturen auf Nähragar II bis IV. Der nächste Versuch mit Agar VI, der die gleiche Zusammensetzung hatte wie V, nur statt 250 ccm 500 ccm

$\frac{n}{1000} \text{ HCl-Lösung}$ enthielt, ergab $pH = 4,5$. Auch auf diesem stark sauren

Medium wuchs die Alge immer noch an, wenn auch deutlich das Optimum ihrer Existenzbedingungen überschritten war. Doch immer noch waren die Kulturen nicht bakterienfrei.

Bei Nähragar VII: Agar 0,5 %,
1 Nährsalztablette,
Kaliumchlorid 7,0 g,
 $\frac{n}{1000} \text{ HCl-Lösung}$ 1000 ccm

erreichte der pH -Wert 3,76. Der Agar wurde nicht mehr ganz fest, wurde aber doch in Platten ausgegossen und beimpft, und zwar von besonders stark von Bakterien verunreinigtem Material. Die vegetative Entwicklung der Alge war auf diesem überaus sauren Boden sehr gering. Nach 4 Monaten war sie

immer noch lebensfähig und zeigte nur außerordentlich starke Membranverdickung. Die Bakterien waren vernichtet. Am 15. Dezember 1930 auf Nährboden III übergeimpft, haben sich überraschenderweise Zoosporen gebildet, wie eine mikroskopische Untersuchung am 5. Januar 1931 erwies. Nach 5 Monaten war dieselbe Kultur noch sehr gut erhalten, die Fäden waren dünnwandig und zeigten keinerlei Akinetenbildung. Hier löste vielleicht weniger die Differenz der pH -Werte den Reiz zur neuen Entwicklung aus als überhaupt die ganz verschiedene Zusammensetzung der Nährböden.

Aus den Versuchen ergab sich also:

Tribonema gedeiht gut in Nährlösung und auf Agar mit mineralischen Salzen.

Bei alten Kulturen tritt Akinetenbildung und schließlich starke Deformierung auf.

Hinausgezögert wird diese Erscheinung dadurch, daß der Nährlösung Kohlegranulat oder Erdabkochung zugesetzt wird, die die schädigenden Abfallstoffe der Alge adsorbieren. Als Zellverjüngung tritt Zoosporenbildung oder Aplanosporenbildung auf.

D. Fortpflanzung bei *Tribonema*.

Bei der Algengattung *Tribonema* sind verschiedene Formen der Fortpflanzung bekannt.

Die einfachste Form, die Art auch in Zeiten ungünstiger Lebensbedingung zu schützen und zu erhalten, ist die

a) Vegetative Fortpflanzung.

1. Akineten,

d. h. Ruhesporen, die sich mit Hilfe der Membran der Mutterzelle bilden. Häufig bleibt die Akinete im Fadenverband und ist nur kenntlich an der stark

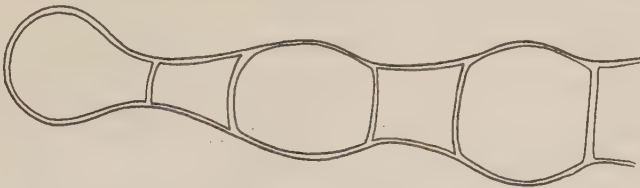


Abb. 3. Akinetenbildung bei *Tribonema*. Vergr. ca. 1000.

verdickten Membran und der häufig tonnenförmigen bis kugligen Anschwellung der Zelle (Abb. 3—9).

Zahlreiche Notizen in der Literatur bestätigen diese Beobachtungen, wenn auch die Autoren ihnen zum Teil verschiedene Deutungen geben.

So hält Gay die Akineten von *Tribonema* nur für eine Anpassungsform der Alge an ungünstige Lebensbedingungen. Dieselbe Ansicht vertritt auch

Lagerheim, während Wille und Schaarschmidt und in neuerer Zeit Poulton diese Gebilde als Ruhezellen bezeichnen.

Daß aus diesen Ruhezellen bei anhaltend ungünstigen Lebensbedingungen sich schließlich krankhafte Involutionsformen bilden, habe ich häufig beobachten können.

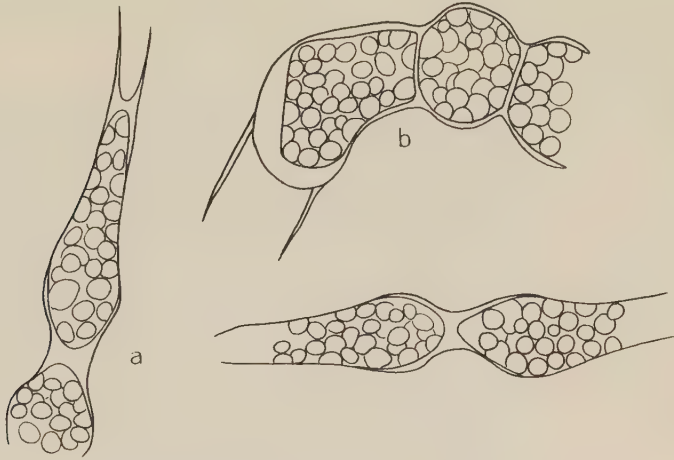


Abb. 4.

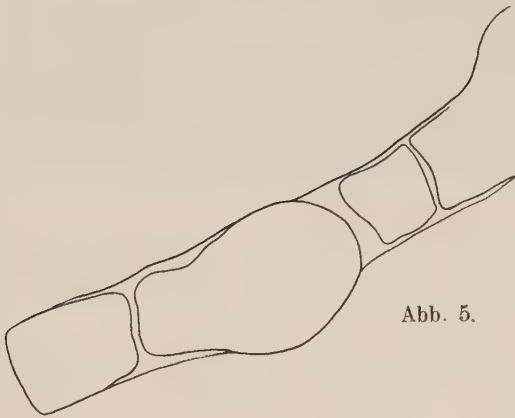


Abb. 5.

Abb. 4 und 5. Akinetenbildung (Involutionsformen) bei *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. Vergr. ca. 1000.

turen zeigten typische Akinetenbildung ohne die Spur einer Membranverdickung, obwohl derselbe Stamm in anderen Kulturschälchen Zellfäden mit stark verdickter Membran zeigte. Eine Ursache für dieses verschiedene Verhalten bei der Bildung von Ruhesporen konnte ich nicht feststellen.

Offenbar handelt es sich auch bei den Akineten mit nicht verdickter Membran um Schutzmaßnahmen gegen Austrocknung.

Eine Agarkultur von *Tribonema bombycinum*, die am 15. August 1930 beimpft worden war, ergab im Juni 1931 folgendes Akineten-Bild:

Bei normaler Akinetenbildung löst sich die Mittellamelle jeder zweiten Zwischenwand auf, so daß sich zweizellige Akineten bilden. Besonders gut kann man diese Erscheinung beobachten, wenn man den Faden in Kalilauge hat quellen lassen.

Durchaus nicht immer ist die Verdickung der Membran für Akinetenbildung charakteristisch. Einige meiner Agarkul-

Die Fäden waren kurz und brüchig. Die einzelnen Zellen waren tonnenförmig angeschwollen, beinahe breiter als lang. Die Wandung war nicht besonders dick, die Zellen aber reich an fettem Oel und Volutin. Die Chromatophoren waren undeutlich verschwommen. Ein gelbliches Grün erfüllte die ganze Zelle. Zahlreiche Akineten, wie die Abbildung zeigt, waren im Gesichtsfeld sichtbar.

Keimung der Akineten.

Um den Keimungsvorgang der Akineten näher zu verfolgen, wurden Proben dieser Kultur in ein Kölbchen umgeimpft, das mit Nährlösung beschickt war von der Zusammensetzung:

50 ccm verdünnte Erdbarkochung,
1 Nährsalztablette,
dest. Wasser ad 1000 ccm.

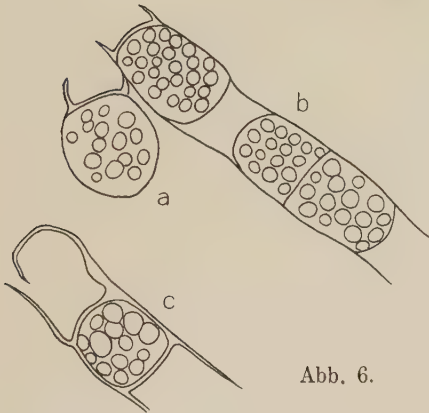


Abb. 6.

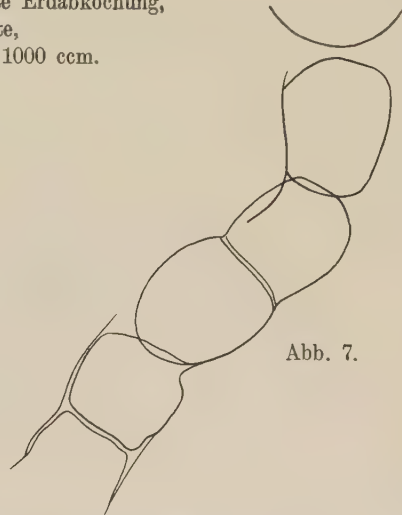


Abb. 7.

Abb. 6 und 7. Normale Akinetenbildung bei *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. Vergr. ca. 1000.

Bereits nach 4 Wochen war das Kölbchen von zarten, gelbgrünen Fäden durchzogen. Am 18. August 1931 zeigte eine Probe unter dem Mikroskop zartwandige Fäden mit deutlich umgrenzten Chromatophoren; daneben auch noch zahlreiche Keimpflanzen.

Die Keimung der Akineten dürfte wohl durch den Reiz ausgelöst worden sein, der mit dem Wechsel vom festen zum flüssigen Nährsubstrat verbunden ist. Diese Annahme wurde dadurch bestätigt, daß durch dieselbe Versuchsanordnung auch dickwandige Akineten zur Keimung gelangten. Auch durch Temperaturwechsel allein gelang es mir, die dickwandigen Akineten zum Keimen zu bringen. Als Ausgangsmaterial diente *Tribonema bombycinum*, die am 14. Juli 1930 aus dem mittleren Seerosenteich vor dem Victoria regia-Haus im Botanischen Garten Berlin entnommen worden war und, mit Leitungswasser versetzt, in einer flachen Schale im verdunkelten Raum auf einem Eisschrank aufbewahrt wurde. Ende September desselben Jahres hatte sich die Zellmembran stark verdickt. Zum Teil waren die Zellen abgestorben. Die

Rohkultur wurde weiter auf dem Eisschrank aufbewahrt. Am 3. Februar 1931 ergab sich dasselbe Bild wie im September 1930. Eine Probe der Rohkultur wurde nun in einem Schälchen in den Schnee gestellt und Tag und Nacht im Freien gelassen. Bald war die Nährlösung vollkommen gefroren. Nach 9 Tagen, als durch Witterungsumschlag das Eis wieder getaut war, wurde die Probe wieder im warmen Zimmer in Kultur genommen. Am 20. März, also nach rund



Abb. 8. Schematische Darstellung der Akinetenbildung.

5 Wochen, waren die Akineten ausgekeimt. Die verdunkelt gehaltene Vergleichskultur auf dem Eisschrank hatte ihr Aussehen nicht verändert und hielt sich in diesem Zustand bis zu ihrer Vernichtung Anfang Juli 1931.

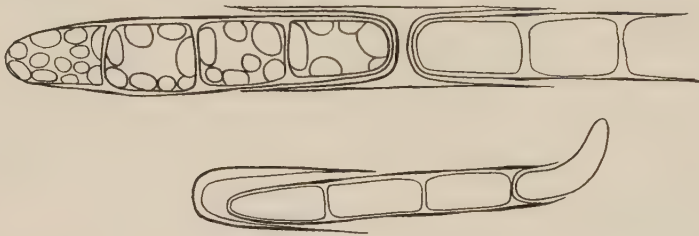


Abb. 9. Keimende Akineten von *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. Vergr. ca. 1000.

Es ist wohl erwähnenswert, daß die Akineten nicht, wie die Zoosporen, regelmäßig bei der Keimung Haftscheiben bilden. Mehrfach konnte man Formen beobachten, wie sie auf der Zeichnung dargestellt sind. Die eine Schalenhälfte, die die ruhende Akinete umschließt, wird von dem auskeimenden Zellinhalt abgeworfen, während die Basis des jungen Fadens noch längere Zeit in der alten Mutterschale haftet. Daneben werden aber auch Keimpflanzen mit Haftscheiben gebildet, die sich in nichts von den jungen, festhaftenden Fäden unterscheiden, die aus Zoosporen hervorgegangen sind.

2. Aplanosporen.

Während die Akinete ein Ruhestadium ist, das bei *Tribonema* außerordentlich häufig auftritt, gelang es mir während meiner Kulturversuche nur selten, Aplanosporen zu beobachten. Auch Poulton erwähnt in ihrer Arbeit, daß sich in den Kulturen nur selten Aplanosporen entwickeln.

Im Gegensatz zur Akinete bei deren Bildung die Mutterzellenmembran mitwirkt, und also als Exospore bezeichnet werden könnte, wäre die Aplanospore als Endospore zu betrachten.

Der Zellinhalt löst sich von der Membran ab und ballt sich in der Mitte der Zelle zusammen. Eine neue Membran bildet sich um den kreisrunden bis ellipsoiden Plasmakörper. Die Aplanospore wird frei durch Verschleimung der Mutterzellwände oder durch Auseinanderweichen der H-Stücke wie bei der Zoosporenbildung.

Einmal gelang es mir, Aplanosporen bei *Tribonema bombycinum* zu beobachten. In einer Rohkultur, die $4\frac{1}{2}$ Monate alt war, zeigte sich die Membran der Zellen stark verdickt, viele Zellen waren ohne Inhalt, andere zeigten durchaus normales Aussehen mit zahlreichen Chromatophoren. In einigen Zellen aber hatte sich das Plasma von den Wänden gelöst und lag nun in der Zelle als unbewegliche ellipsoide Masse, wie eine Zoospore ohne Geißeln. Während die Zoosporen jedoch in ihrem Anfangsstadium amöboid und ohne feste Membran sind, konnte ich bei den Sporen in der Zelle durch konzentrierte Kaliumnitratlösung Plasmolyse hervorrufen. Es handelte sich also unzweifelhaft um Aplanosporen (Abb. 10).

Für die Keimung der Aplanosporen gelten die gleichen Bedingungen wie für die Akineten. Nur starke physikalische oder chemische Reize vermögen sie in Kultur zum Keimen zu bringen.



Abb. 10. Aplanosporen von *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL., plasmolysiert.
Vergr. ca. 1000.

Von einer künstlich hervorgerufenen Aplanosporenbildung berichtet Lagerheim. Er kultivierte im Sommer 1888 *Tribonema bombycinum* in 10proz. Glukoselösung. Die Zellen waren ursprünglich sämtlich im vegetativen Stadium. Als Lagerheim jedoch die *Tribonema* in diese 10proz. Glukoselösung eintauchte, wurden die Zellen plasmolysiert. Nach einiger Zeit zwar ging die Plasmolyse zurück, in einigen Zellen aber blieb das Plasma kontrahiert und umgab sich mit einer Membran. Beim Austreten aus der Mutterzelle keimten diese Sporen nicht sofort aus, sondern behielten ihre rundliche Form auch nach dem Freiwerden. Lagerheim hält sie für Aplanosporen, deren Bildung durch das Wasser entziehende Vermögen der Glukose hervorgerufen wurde.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch an die merkwürdigen „Dauerschwärmer“ erinnert, die einzig Lagerheim zu beobachten Gelegenheit hatte. Ihre Bildung beginnt damit, daß der Zellinhalt sich zusammenzieht und an den Ecken abrundet. Die H-Stücke der Mutterzelle beginnen darauf zu verschleimen und auseinanderzuweichen. Der immer noch membranlose Zellinhalt bewegt sich im Zellraum vor- und rückwärts, bis es ihm gelingt, durch die Öffnung zwischen den Membranstücken ins Freie zu gelangen. Hier bewegt er sich in dem Schleim, der durch Auflösung der Mutterzelle entstanden ist, amöbenartig, um nach kurzer Zeit eine kugelförmige Gestalt anzunehmen und sich mit einer Membran zu umgeben, die sich allmählich verdickt. Die Keimung

dieser Ruhezellen hat Lagerheim nicht beobachten können; er vermutet, daß dabei Zoosporen gebildet werden.

Dieser Dauerschwärmer leitet über zur höchsten Form vegetativer Fortpflanzung, der Zoospore.

3. Zoosporenbildung.

Derbès und Solier beobachteten als die ersten Zoosporenbildung bei der Gattung *Tribonema*. Sie behaupten, daß sich bei *Tribonema bombycinum* 4 bis 5 Sporen in der Zelle mit großer Geschwindigkeit bilden und durch Auseinanderweichen der H-Stücke frei werden. Im Widerspruch dazu stehen die Schilderungen Lagerheims, der die Schwärmerbildung bei derselben Art aufs genaueste verfolgt hat. Nach seiner Beschreibung bilden sich höchstens 1—2 Zoosporen in einer Zelle, und es dauert mehrere Minuten, bis sie sich aus der Zelle und voneinander gelöst haben. Ebenso beobachtete auch Gerneck nur 2 Zoosporen in einer Zelle.

Um die Schwärmer von *Tribonema* eingehend studieren zu können, war es notwendig, eine unbedingt sichere Methode zu finden, die Alge zu jeder Zeit zur Schwärmerbildung zu veranlassen. Gerneck schlägt folgenden Weg ein, um Zoosporen zu erhalten: er bringt einige Fäden in neue Lösung und stellt das Hängetropfenpräparat für die Dauer einer Nacht dunkel. Leider gelang es mir nicht, auf diesem Wege zu einem befriedigenden Ergebnis zu gelangen. So versuchte ich nach Klebs durch chemische Stoffe Schwärmerbildung zu erzwingen. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit Inulin und Glukose gemacht, die aber mißlangen. Dann ging ich zu einer Kombination von chemischen und physikalischen Methoden über. 100 ccm Nährlösung wurden bis zum Sieden erhitzt und zu der heißen Lösung 1 g Inulin hinzugefügt. Die Lösung wurde in fließendem Wasser rasch auf Zimmertemperatur gekühlt und mit der Alge beschickt. Nach 24 Stunden im Dunkeln war keine Zoosporenbildung eingetreten, doch zeigten sich schon kleine Veränderungen. Die Algenfäden hatten leuchtend grüne Chromatophoren mit scharfen Umrissen, der Kern war nicht erkennbar, während, wie schon vorher erwähnt wurde, häufig in den Kulturformen der Kern ohne Färbung sichtbar ist, und die Chromatophoren ohne deutliche Umrisse die Zelle mit einem matten Grün erfüllen. Nun wurde die Probe für 1 Stunde den Strahlen einer 200 Watt-Lampe ausgesetzt und dann wieder für 24 Stunden verdunkelt. Nach dieser zweiten Verdunkelung war eine Veränderung schon makroskopisch wahrzunehmen. Die Fäden waren meist brüchig geworden, und beim Schütteln des Kölbchens verteilten sich die winzigen Bruchstücke der Alge in der Lösung, die dadurch einen leicht grünlichen Schein annahm. Das mikroskopische Bild zeigte starken Fadenzerfall, zwischen vielen einzeln liegenden H-Stücken und noch zusammenhängenden Fäden bewegten sich zahlreiche Schwärmer (Abb. 11, 12).

Häufig gelang es, die Zoosporenbildung direkt zu beobachten. Die eng ineinandergefügten H-Stücke lockern sich, der Faden erhält meist einen Knick, und amöbenartig befreit sich der Schwärmer aus der Umklammerung der H-Stücke. Einige Zeit bleibt die Zoospore in zitternder Bewegung in der

Nähe der Austrittsstelle, um dann in zweifacher Art, einmal sich um die eigene Längsachse drehend und zweitens sich ab und zu überschlagend, vorwärts zu schwimmen.

Über die Zoosporen selber ist folgendes zu sagen. Bei *Tribonema bombycinum* wurde in der Zelle in der Regel nur 1 Zoospore gebildet, bei *Tribonema minus* dagegen 2. Die Zoosporen von *Tribonema bombycinum* waren eiförmig bis kugelförmig. Die kleinen, regelmäßig scheibenförmigen Chromatophoren waren meist am stumpfen Ende gelagert, während an der verjüngten Spitze nur selten Chromatophoren zu sehen sind. Auch in den runden Sporen liegen die Chromatophoren vorwiegend parietal an der einen Seite. In dem farblosen Plasma bewegen sich wie in den vegetativen Zellen häufig zahlreiche Gipskriställ-

chen. Die Breite der Sporen bei *T. b.* schwankt zwischen 8,7—12 μ und die Länge zwischen 14 und 16 μ . Die Zoosporen von *Tribonema minus* sind bedeutend kleiner. Sie sind 3—5 μ breit und 7—9 μ lang. Sie enthalten meist nur 2 verhältnismäßig große Chromatophoren, die den Längsseiten der stets eiförmigen Zoospore anliegen. Der Kern ist nicht sichtbar.

Am lebenden Material gelang es bei durchfallendem Licht gewöhnlich nicht, die Geißeln zu beobachten. Im Dunkelfeld hingegen wurde die lange Geißel — sie ist ungefähr 1½mal so lang wie die Zoospore — deutlich sichtbar. Sie ist an der schmalen Spitze des Schwärmers seitlich eingefügt und kreist mit großer Geschwindigkeit im rechten Winkel zur Längsachse der Zoospore. Allmählich wird die Bewegung langsamer, die Geißel ringelt sich korkenzieherartig zusammen und wird schließlich ganz eingezogen. Die kleine Geißel war auch im Dunkelfeld nicht zu sehen. Doch gelang es mir, beide Geißeln mit verdünnter Jodlösung nachzuweisen. Leider wurden dabei die Schwärmer deformiert. (Abb. 13.)

Das Schwärmstadium dauert nur kurze Zeit. Bei den Untersuchungen wurde regelmäßig beobachtet, daß Zoosporen, die um 10 bis 10½ Uhr morgens ausgeschwärmt waren, nachmittags, um 15 Uhr, unbeweglich waren und teil-

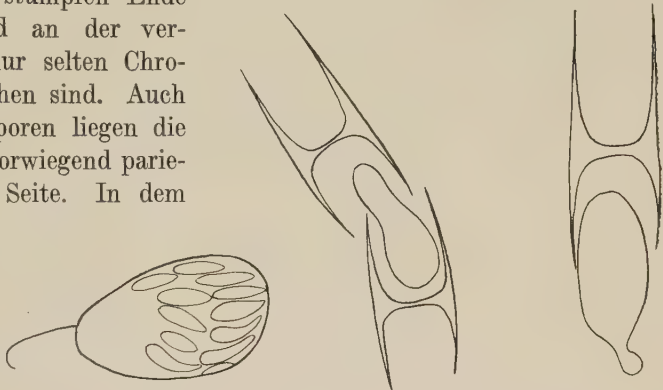


Abb. 11.

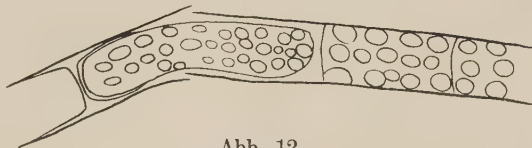


Abb. 12.

Abb. 11 und 12. Zoosporenbildung bei *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. An der Zoospore war nur eine Geißel sichtbar. Vergr. ca. 1000.

weise schon Haftscheiben ausgebildet hatten. Die nächsten Zellteilungen nahmen dann Tage in Anspruch. Die Ausbildung der Haftscheiben wurde bei *Tribonema bombycinum* genauer beobachtet. Wie Lagerheim habe auch ich hier festgestellt, daß sich die Haftscheibe aus dem Vorderende der Zoospore entwickelt. Nach Beobachtungen von Klebs dagegen soll sich bei *Tribonema minus* der Plasmafortsatz mit der Haftscheibe aus dem Hinterende des Schwärmers bilden.



Abb. 13. Zoosporen von *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL., mit verdünnter Jodlösung fixiert. Vergr. ca. 1000.

Die Versuche, Zoosporenbildung zu erhalten, wurden noch verschiedentlich variiert. So wurde neben Inulin Grüber, auch Inulin Gehe und Inulin Kiliani von Riedel und Grund ausprobiert, doch erwies sich Inulin Grüber als besonders geeignet für meine Versuche.

Ein Zusatz von 50 Proz. $\frac{n}{1000}$ Salzsäurelösung zu der 1proz. Inulinlösung zögerte die Zoosporenbildung um Tage hinaus, ohne sie endgültig zu verhindern.

Spontane Zoosporenbildung habe ich noch des öfteren in meinen Kulturen beobachtet. Wie ich schon bei den Versuchen, Reinkulturen durch pH-Absenkung zu erzielen, erwähnte, bildete *Tribonema bombycinum*,

nachdem sie von Agar VII ($\text{pH } 3,76 / \frac{n}{1000}$ HCl-Lösung)

auf Agar III ($\text{pH } 5,72 / 0,1\text{proz. KH}_2\text{PO}_4\text{-Lösung}$) übergeimpft wurde, innerhalb von 14 Tagen Zoosporen.

In einer mit Kohle beschickten Nährlösung, die am 16. Januar 31 angesetzt worden war, bildeten sich spontan am 25. September 1931 Zoosporen. Anfang Dezember war die Zoosporenbildung beendet, und die Kultur enthielt zahlreiche ein- bis mehrzellige Keimpflanzen.

b) Sexuelle Fortpflanzung.

Scherffel gelang es sogar, Gametenkopulation bei *Tribonema* festzustellen. Nach seinen Angaben zeigen die Gameten den Bau gewöhnlicher Schwärmer, besitzen jedoch einen deutlichen, rotbraunen Augpunkt am vorderen Rande eines der Chromatophoren; männliche und weibliche Gameten zeigen keinen Größenunterschied. Die weiblichen Gameten setzen sich plötzlich fest, ziehen die Cilien ein und kommen zur Ruhe. An dieser ruhenden Eizelle bleibt ein männlicher, beweglicher Gamet zumeist mit seinem hinteren Teile haften und verschmilzt mit der weiblichen Zelle in wenigen Augenblicken. Die jungen, kugeligen Zygoten sind an den zwei Augpunkten und den zahlreichen, doppelt-zähligen Chromatophoren kenntlich. Sie umgeben sich dann mit einer Membran und werden zu einer stark- und glattwandigen Ruhezelle von charakteristischem Aussehen.

Auf eine persönliche Anfrage machte Herr Prof. Scherffell Herrn Prof. Kolkwitz liebenswürdigerweise brieflich nähere Angaben über seine Beobachtungen.

„Was die in Frage stehende, öfters angezweifelte Gametenkopulation von *Tribonema* anbelangt, so hatte ich dieselbe seinerzeit in Igló (jetzt Nova-Ves, Tschechoslowakei) im allerersten Frühjahr, zur Zeit der Schneeschmelze, an Material aus einem kleinen Wiesentümpel (Schneeschmelzwasseransammlung) beobachtet. — Ich glaube, daß hier die sehr niedrige Wassertemperatur eine wichtige Rolle spielte. — Ich hatte den Vorgang am Vormittag an Tags vorher gesammeltem Material beobachtet, als ich dieses nach Aufbewahrung in einem kalten Zimmer (bei Lichtabschluß?) in ein geheiztes brachte. Auch scheint die Gametenkopulation nur an Schwärmern vor sich zu gehen, die wenigstens zu vier in einer Zelle gebildet werden. Daß zumeist nur 1 bis 2 Schwärmer in einer Zelle gebildet werden, wie man dies gewöhnlich in der Literatur findet, entspricht nicht den Tatsachen; Ich selbst fand öfters Fälle, wo selbst 7 Schwärmer entstanden, und diese hatten ein schönes Stigma. Allerdings scheint das Stigma nicht zu den konstanten Merkmalen zu gehören.“

Auf Grund dieser Mitteilung versuchte ich besondere Bedingungen für meine Kulturen zu schaffen. Am 3. Februar 1931 wurden zwei Kulturen von *Tribonema bombycinum* und eine Kultur von *Tribonema minus* auf den Balkon in den Schnee gestellt. Eine der *Tribonema bombycinum*-Kulturen war eine Wasserleitungskultur (Rohkultur), die seit dem Juli 1930 im verdunkelten Raum auf dem Eisschrank stand. Die Kulturen froren im Lauf der Tage ein, tauten wieder auf, froren wieder und wurden mit Schnee bedeckt. Am 11. Februar 1931 wurden die Proben, da das Wetter endgültig umgeschlagen war, 24 Stunden im Eisschrank dunkel gestellt und am nächsten Vormittag im warmen Zimmer untersucht. In allen drei Kulturen hatte die Alge die Vereisung gut überstanden. Es wurden in der Wärme Zoosporen gebildet; nach einigen Tagen waren die schon vorher beobachteten Akineten und Aplanosporen der Rohkultur von *Tribonema bombycinum* vortrefflich ausgekeimt. Aber es ergaben sich keinerlei Anzeichen für eine sexuelle Differenzierung der Schwärmer.

Auch an Material, das ich bei beginnender Schneeschmelze im Freien sammelte, konnte ich keine Gametenkopulation nachweisen. Daß dies hier nicht gelungen ist, liegt möglicherweise an klimatisch-regionalen Verhältnissen (vergl. Rosenberg).

E. Zytologie von *Tribonema*.

a) Membranbau.

Die morphologische Ähnlichkeit im Membranbau von *Tribonema* und *Microspora*, die die älteren Algologen immer wieder verleitete, die Arten beider Gattungen zu einer Einheit zusammenzufassen, hat andererseits die Anregung gegeben, durch genaues Studium der Membran und weiterhin des Zellinhaltes

von *Tribonema* und *Microspora* die grundlegenden Unterschiede beider festzustellen.

So verdanken wir Bohlin eine genaue Kenntnis der Membranstruktur von *Tribonema*. Die Membran besteht aus sauren Pektinverbindungen. Sie wird von Rutheniumrot intensiv gefärbt, während Chlorzinkjod nur eine Quellung der Membran, aber keine Färbung derselben hervorruft.

Nach meinen persönlichen Erfahrungen möchte ich darauf hinweisen, daß Rutheniumrot kein typisches Reagenz für Pektine ist. Der negative Ausfall der Chlorzinkjodprobe ist viel ausschlaggebender, falls man mit Hilfe dieser Probe *Microspora* von *Tribonema* unterscheiden will.

Andererseits beobachtete ich, daß Säurefuchsin, ein Farbstoff, der zur Charakterisierung von Pyrenoiden und Kernen dient, von der *Tribonema*-Membran so stark adsorbiert wurde, daß der Zellinhalt ungefärbt blieb.

Durch Quellung mit Kalilauge und nachfolgende Färbung mit Kongorot gelingt es, die H-förmige Struktur der Membran genau zu studieren. Kongorot, eine saure Farbstoffverbindung, läßt die älteren Membranschichten ungefärbt, während dagegen die jüngeren Schichten intensiv rot werden. Es ließ sich also durch dieses Verfahren nachweisen, daß jedes einzelne H-Stück in folgender Weise gebaut ist: Die Mittelpartie besteht aus einer Querplatte und einem mehr oder weniger zylinderförmigen Teil. Zu beiden Seiten derselben liegen durch Apposition angelagerte, „fingerlingförmige Schichten“. Die letzte von diesen wird unvollständig, ringförmig und bildet nebst einer wahrscheinlich simultan entstandenen Querwand eine neue Mittelpartie, an welche sich neue fingerlingförmige Lamellen anlagern. Die H-Stücke der *Microspora* dagegen bestehen aus einer homogenen Masse ohne Schichtung.

An Stelle von Kalilauge kann auch 5proz. Chromsäurelösung verwandt werden. Sehr gute Bilder von der Membranstruktur der *Tribonema* erzielt man auch, wenn das Präparat einen Augenblick mit konz. Schwefelsäure behandelt und nach gründlichem Auswaschen mit Methylenblau gefärbt wird.

b) Inhaltsbestandteile.

An der lebenden, vegetativen *Tribonema*-Zelle sind in erster Linie die Chromatophoren das Charakteristische, den Typus Bestimmende. Es sind wandständige, linsenförmige, seltener unregelmäßig-lappige Scheibchen von gelblichem Grün. Durch Kochen mit starker Salzsäure schlägt die Farbe nach Blaugrün um, während bei echten *Chlorophyceen* die Chromatophoren grünlich-gelb werden. Dieser Farbumschlag bei Behandlung mit Salzsäure, der ja für alle *Heterokonten* charakteristisch ist, beruht auf dem Vorhandensein einer relativ größeren Menge Xanthophyll. Bohlin isolierte dieses gelbe Chromatophorenpigment und stellte durch spektroskopische Untersuchungen sowie durch einfache chemische Reaktionen fest, daß es mit normalem Xanthophyll übereinstimmt.

Pyrenoide werden neuerdings von Pascher für eine *Tribonema*-Art angegeben, die bis 9 μ breit wird, und einen großen, gestreckt muldenförmigen Chromatophor besitzt. Pascher bezeichnet sie als *Tribonema pyrenigerum*.

Klebs (1896, S. 224) gibt für den Heterokonten *Botrydium granulatum* Pyrenoide für die jungen Schläuche an.

Ein anderes Charakteristikum für *Tribonema* sind die schon von Derbès und Solier erwähnten Körnchen, die das Plasma durchsetzen und häufig eine lebhaftige Bewegung zeigen. Ich stellte, um ihre Natur zu ermitteln, folgende Reaktionen an:

In Essigsäure, in Schwefelsäure (1 + 1) und nach der Borodinschen Methode mit gesättigter Kalziumsulfatlösung behandelt, lösten sich die Körnchen nicht auf; dagegen wurden sie von Salzsäure und Salpetersäure beim Erhitzen gelöst. Ebenso waren sie in Kalilauge und Kaliumkarbonatlösung löslich.

Auf Grund dieser Reaktionen glaube ich annehmen zu können, daß die Körnchen winzige Kalziumsulfatkristalle sind, die nur Bruchteile von μ groß sind. Wahrscheinlich sind sie als Exkrete der Alge aufzufassen.

Als Assimilationsprodukt von *Tribonema* sowie der *Heterokonten* überhaupt ist fettes Öl allgemein bekannt. Schon in der assimilierenden, ungefärbten Zelle sind die stark lichtbrechenden Tröpfchen leicht zu erkennen. Chemisch wurde der Nachweis geführt mit Osmiumsäure, die die Fetttröpfchen dunkel färbte, und vor allen Dingen mit Sudan III. Am besten gelang die Reaktion mit einer Lösung von 0,1 g Sudan III in 20 cem absolutem Alkohol. Die Fäden wurden 20 Minuten in der Farblösung gelassen, dann gründlich in Alkohol ausgewaschen und in Glycerin untersucht. Das Öl hat sich dann in den Zellen zu großen roten Tropfen vereinigt oder ist in vielen Tröpfchen über die Zelle verteilt.

Neben fettem Öl treten in den Zellen auch häufig weißglänzende Ballen und Tropfen auf, die bisher noch nicht näher untersucht worden sind. Es gelang mir, diese Inhaltsstoffe der *Tribonema*, die in der ungefärbten, lebenden Zelle nur undeutlich und schwer zu erkennen sind, nach der Methode von A. Meyer als Volutin, eine Nukleinsäureverbindung, nachzuweisen. Zu diesem Zwecke wurde *Tribonema* zunächst 2 Stunden lang mit einer 10proz. Formol-lösung behandelt und dann mit verdünntem Alkohol ausgewaschen. Hierauf mußte dann eine Farblösung folgender Zusammensetzung $\frac{1}{2}$ Stunde auf das fixierte Material einwirken:

- 1 Teil gesättigte Lösung von Ehrlichs Methylenblau (Grübler) in 95proz. Alkohol
- 10 Teile Wasser.

Dabei quellen die Volutinkörner und färben sich rötlichblau bis dunkelblau. Natürlich nehmen auch Membran und Chromatophoren zunächst begierig die Farblösung auf. Saugt man nun 1proz. Schwefelsäure unter das Deckglas, so entfärbt sich alles bis auf die dunkelblau bleibenden Volutinkörner. Abb. 14a u. b.

Der Nachweis gelang ebensogut, wenn die gefärbte Alge nicht mit 1proz. Schwefelsäure nachbehandelt wurde, sondern nach einer anderen Vorschrift von A. Meyer mit Jodjodkalium. Der Protoplast wird gelbbraun bis braun, das Volutin tief schwarzbraun. Saugt man die Jodjodkaliumlösung ab und ersetzt sie durch 5proz. Natriumkarbonatlösung, so blaßt alles ab bis auf das Volutin, das sich nur allmählich entfärbt.

Weitere Beobachtungen, die mir für die Systematik der *Tribonema* recht wesentlich erscheinen, gelangen mir bei eingehendem Studium der Kernverhältnisse von *Tribonema*. Die Kerne wurden mit Hämalan (Grübler), Säurefuchsin und Magdalarot gefärbt. Dazu wurde die Alge, solange ich nur mit Hämalan färbte, mit Boverischer Lösung (1 + 1) fixiert, gründlich mit Wasser ausgewaschen und dann 10 bis 20 Minuten mit Hämalanlösung behandelt. Falls es nötig war, wurde die Färbung mit 1proz. Alaunlösung differenziert.

Sobald auch mit Säurefuchsin und Madgalarot gefärbt wurde, trat an Stelle der Boverischen Lösung die Zenkersche Flüssigkeit. Hierin wurde die Alge 2 Stunden lang fixiert, dann mit besonderer Sorgfalt mehrfach in Jodjodkali-



Abb. 14a.

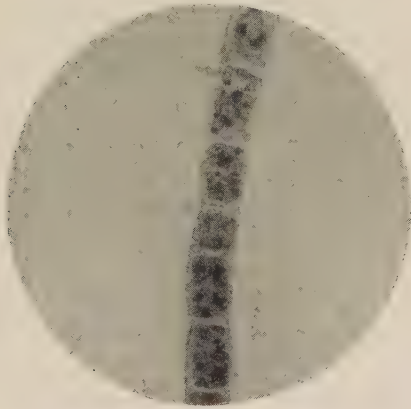


Abb. 14b.

Abb. 14. Volutinnachweis bei *Tribonema* mit Methylenblau-Schwefelsäure. a Zeichnung, b Lichtbild. Vergr. ca. 1000.

lösung ausgewaschen und schließlich in Wasser bis zur Farblosigkeit ausgespült.

Genügte bei Hämalan durchschnittlich 10 bis 20 Minuten, um eine gute Kernfärbung zu erzielen, so mußte das Material bei Benutzung von Säurefuchsin und Magdalarot 24 Stunden in der Farblösung liegen, bis die Kerne deutlich sichtbar wurden. Die Säurefuchsinfärbung wurde besonders dadurch erschwert, daß, wie schon vorher erwähnt wurde, die Membran den Farbstoff stark speicherte, so daß er nur in geringem Maße die Inhaltsstoffe färbte. Doch wurde die Membran einerseits beim Durchführen der Präparate durch die Alkoholstufen so stark ausgewaschen, anderer-

seits durch die Färbung die Kerne doch so weit kenntlich gemacht, daß die Resultate befriedigten.

War das Material genügend gefärbt, — mit Säurefuchsin und Magdalarot wurde stets absichtlich überfärbt und später in den niederen Alkoholstufen differenziert, — so wurde es nach einer Anregung von Herrn Dr. Kolbe in 1proz. flüssigem Agar auf vollkommen fettfreien Deckgläschen eingebettet. Sobald die dünne Agarschicht erstarrt war, wurde das so präparierte Deckgläschen in 40proz. Alkohol gelegt. Nach wenigen Minuten wurde es von 60proz., allmählich in 95proz. Alkohol übergeführt; in den konzentrierteren Alkoholstufen färbte sich die hauchdünne Agarschicht auf dem Deckglas weißlich, doch war die Trübung so gering, daß sie eine genaue Beobachtung der Alge nie hinderte. Zwischen absoluten Alkohol und Xylol wurden noch zwei Stufen Nelkenöl eingeschaltet, einmal Nelkenöl und absoluter Alkohol zu gleichen Teilen, und schließlich reines Nelkenöl. Dann erst wurde das Deckgläschen vor Über-

führung in Kanadabalsam noch zweimal mit Xylol behandelt. Das Agarhäutchen verhinderte eine zu schnelle Wasserentziehung, und so gelang es, ca. 90 Proz. der Präparate ohne Schrumpfung bis zur Einbettung in Kanadabalsam zu bringen. Die Präparate, die vergleichsweise in Glyzeringelatine gebettet wurden, waren in den Umrissen nie so scharf wie die in Kanadabalsam.

Am gefärbten Material treten die charakteristischen Unterschiede der einzelnen Arten viel stärker vor als beim lebenden Material.

Es gelang auf diese Weise, zwei einkernige Arten, eine zweikernige und schließlich eine Art mit zahlreichen Kernen zu beobachten. Eine nähere Behandlung der Arten wird in dem systematischen Teil erfolgen.

Kernteilungsstadien waren nur selten zu beobachten, und da der Kern selbst im Durchmesser nur $1\ \mu$ groß ist, so war es kaum möglich, die Chromosomenzahl einwandfrei zu bestimmen. Anscheinend beträgt diese 8.

F. Zur Systematik der *Tribonema*.

In seiner Süßwasserflora hat Pascher es dankenswerter Weise unternommen, einen neuen Bestimmungsschlüssel der *Tribonema*-Arten aufzustellen. Er betont als wesentliche Merkmale für die Arten die Gestalt der Schwärmer, ihr Verhalten bei der Keimung, die Zahl und Beschaffenheit der Chromatophoren; von einigem, aber nicht zu großem Wert sei Dicke und Beschaffenheit der Membran, und ferner sei die Gestalt der Zoosporen wichtig.

Auf Grund meiner Studien an *Tribonema* möchte ich unbedingt für die Artbestimmung die Kernzahl als entscheidendes Merkmal angegeben wissen, während die Dicke der Membran, wie ja aus meinen Ausführungen (s. S. 11) schon deutlich hervorgeht, unmaßgeblich ist.

Zur Bestimmung der Arten wurde in erster Linie auf die im Schrifttum vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen zurückgegriffen. Daneben wurde auch der Versuch gemacht, die Diagnosen einzelner Autoren durch die Untersuchung von Originalmaterial auf den modernen Stand unserer Kenntnisse zu bringen.

Das Herbarmaterial dazu wurde mir in liebenswürdiger Weise aus dem Botanischen Museum in Berlin zur Verfügung gestellt. Das Ergebnis dieser Untersuchung entsprach den gehegten Erwartungen leider nur zum Teil. Nach Behandlung mit heißem Wasser konnte der Membranbau beobachtet werden, ebenso wie es nach entsprechender Vorbehandlung stets gelang, den Pektinnachweis zu führen. Damit konnte die Zugehörigkeit zur, bzw. der Ausschluß der untersuchten Exsikkaten von der Gattung *Tribonema* mit Sicherheit festgestellt werden. Hingegen gelang es mir nie, die für die Artbestimmung erforderlichen Merkmale, d. h. Gestalt und Zahl der Chromatophoren sowie der Kerne, mit genügender Sicherheit nachzuweisen, da die Inhaltsstoffe trotz des Aufweichens in heißem Wasser geschrumpft blieben oder auch gänzlich fehlten.

Die Präparationsmethoden mit Milchsäure bzw. die Verwendung der Methode von Lagerheim¹⁾ führten an und für sich zu keiner besseren Auflockerung des Trockenmaterials. Ihre Verwendung ist auch deshalb unzweckmäßig, weil sie die zur weiteren Nachprüfung nötigen chemischen Reaktionen stören.

Wie bereits im vorigen Abschnitt angedeutet wurde, ließen sich aus dem von mir untersuchten *Tribonema*-Material 4 gut charakterisierte Sippen herausheben, die sich jedoch nicht restlos in das von Pascher 1925 aufgestellte System einfügen ließen.

Gattung *Tribonema*.

I. *Tribonema bombycinum* DERBÈS et SOLIER. = *Conferva bombycina* Ag. (Abb. 15).

Im Gegensatz zu Pascher bin ich der Anschauung, daß sich *Tribonema bombycinum* als Art aufrecht erhalten läßt, wenngleich nicht geleugnet werden soll, daß unter diesem Namen seit ihrer Aufstellung eine ganze Reihe verschiedenartiger Formen verstanden worden sind. Ich möchte sie auf den Typus beschränken, der namentlich durch regelmäßige, rundliche Form der Chromato-



Abb. 15. *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. (*Conferva bombycina* Ag.), Hämalau, Kanadabalsam. Vergr. ca. 1000.

phoren gekennzeichnet ist und bisher als „forma genuina WILLE“ bezeichnet wurde. Ich stimme also nicht mit der Auffassung von Pascher überein, der die Art *Tribonema bombycinum* völlig auflöst und unter Verzicht der eingebürgerten Speziesbezeichnung *bombycinum* ihren Formenkreis auf die beiden neuen Arten *Tribonema viride* und *Tribonema Gayanum* verteilt. Letztere entspricht meiner Meinung weitgehend dem Typus, erstere gehört in die nähere Verwandtschaft unserer später noch zu behandelnden *Tribonema utriculosum*, Kürz., wenn sie nicht gar mit ihr identisch ist.

Die derzeitige Diagnose für *Tribonema bombycinum* DERB. et SOL. ist folgende:

Fäden mit fester Membran, die häufig deutlich die bekannte Schichtung erkennen läßt. Am normalen Faden sind die Zellen stets $1\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ mal so lang wie dick. Die Breite der Fäden beträgt durchschnittlich 9—11 μ . Die Chromatophoren sind meist zahlreich, mindestens 8 an der Zahl, regelmäßig scheibchenförmig und nicht sehr groß. Die Zellen besitzen in der Regel nur einen Kern, in besonders langgestreckten Zellen finden sich auch 2.

Zoosporen werden in der Einzahl in der Zelle gebildet und sind je nach ihrer Bewegung kugelförmig bis eiförmig. Die zahlreichen kleinen Chromato-

1) 1 Teil Kaliumhydroxyd wird in 5 Teilen Wasser aufgelöst. Der Lösung setzt man 5,5 Teile Glycerin zu. Die getrockneten Algen werden mit Wasser durchfeuchtet und dann in 1 oder 2 Tropfen Präparierflüssigkeit auf dem Objektträger leicht erwärmt.

phoren erfüllen hauptsächlich das hintere Ende der Zoospore, während das meist verjüngte Vorderende mit den seitlich inserierten, ungleichen Geißeln das farblose Plasma enthält. Am Vorderende entwickelt die Zoospore, sobald sie sich festgesetzt hat, auch den Plasmafortsatz mit der Haftscheibe. Die Breite der Zoosporen schwankt zwischen $8,7\text{--}12\ \mu$ und die Länge zwischen $14\text{--}16\ \mu$.

Neben diesem Typus gibt es noch schmalere Fäden von $3\text{--}6\ \mu$ Breite, die aber in sämtlichen anderen charakteristischen Merkmalen vollkommen mit dem eben beschriebenen Typus übereinstimmen. Sie können mit Hazen (1902) als *Tribonema bombycinum forma tenue* (HAZEN) Collins zusammengefaßt werden.

II. *Tribonema minus* G. S. WEST = *Conferva minor* KLEBS. (Abb. 16.)

Als zweite einkernige Art sei hier die schon von Klebs eingehend unter dem Namen *Conferva minor* untersuchte Form angeschlossen. Ihrer von diesem Autor gegebenen Diagnose ist nichts wesentliches hinzuzufügen.

Die Fäden sind $5\text{--}7\ \mu$ dick; jede Zelle enthält neben einem, selten zwei Kernen, 2—4 große, unregelmäßige, leicht lappige Chromatophoren. Die Zoo-



Abb. 16. *Tribonema minus* G. S. WEST (*Conferva minor* KLEBS). Hämalaun, Kanadabalsam. Vergr. ca. 1000.

sporen werden einzeln, häufig aber auch zu zweien in der Zelle gebildet. Sie sind eiförmig bis ellipsoid, ihre Chromatophoren, regelmäßig zwei, liegen an den Längsseiten. Nach Klebs wird im Gegensatz zu *Tribonema bombycinum* das geißeltragende Vorderende zur Spitze des Keimlings, und aus dem hyalinen Hinterende entwickelt sich der Plasmafortsatz mit Haftscheibe. Die Breite der Zoosporen beträgt durchschnittlich $3\text{--}4\ \mu$, die Länge $7\text{--}7,5\ \mu$. Bemerkt sei jedoch, daß zu der Art *Tribonema minus* nach meinen Beobachtungen die von West aufgestellte und auch von Pascher aufrecht erhaltene *Tribonema affine* gehört, und zwar als Frühlingssaisonform. Zum wenigsten fand ich in den Frühlingsmonaten wiederholt außerordentlich dünn- und langzellige Fäden, die den an *Tribonema affine* gestellten Bedingungen weitgehend genügten, allerdings die von Heering als diagnostisches Merkmal hervorgehobene sehr feine, haarförmige Endspitze nicht besaßen. In Kultur verkürzten sich die Zellen der von mir gefundenen dünnfädigen Formen in erheblichem Maße und nahmen auch die übrigen für *Tribonema minus* bezeichnenden Merkmale an.

III. *Tribonema binucleatum* HAWL. sp. nov. (Abb. 17.)

Während bei den bisher beschriebenen Arten die Zahl der Kerne normalerweise eins ist, zwei hingegen nur ganz ausnahmsweise auftreten, hat die hier behandelte Form in der Regel zwei Kerne, einen dagegen nur ganz selten. Das Verhalten ihrer Kernzahl ist also gerade umgekehrt wie bei *Tribonema bombycinum* und *Tribonema minus*. Anscheinend handelt es sich bei dieser Sippe um eine Art, die bisher nicht bekannt ist. Sie sei ihrer zwei Kerne wegen als *Tri-*

bonema binucleatum bezeichnet. Möglicherweise stimmt sie mit der von Pascher ohne nähere Bezeichnung in der Süßwasserflora 1925, p. 108, Abs. 3 erwähnten Form überein. Die Fäden haben zarte Membran. Die H-Struktur ist ohne künstliche Quellung nicht zu erkennen. Die Breite der Fäden beträgt 7,3 bis 10,2 μ ; der Unterschied in der Breite entsteht durch die tonnenförmige Anschwellung mancher Zellen. Die Chromatophoren sind relativ groß, leicht unregelmäßig, meist zu 4 bis 6 in je einer Zelle vorhanden. Kernzahl in der Regel zwei selten eins.



Abb. 17. *Tribonema binucleatum* sp. nov. Hämalaun, Glyzeringelatine. Vergr. ca. 1000.

Zoosporen werden in der Einzahl in der Zelle gebildet und entsprechen im Typus denen von *Tribonema bombycinum*, sind nur entsprechend kleiner. Breite ca. 5 μ , Länge ca. 9—10 μ .

Der Unterschied gegenüber der von Pascher beschriebenen, oben erwähnten Art liegt in der Zahl der Chromatophoren (3—5, seltener 6—7), während *Tribonema binucleatum* meist 4 oder 6 Chromatophoren zeigt, so daß vor allem der paarige Charakter der Chromatophoren hervortritt.

Ich sammelte diese Art im Botanischen Garten, Berlin. In dem Teil des Gartens, der die Vegetation des Hochlandes von Iran darstellt, rieselt ein künstlicher Bergquell zwischen starken Steinblöcken herab. Dort wurde die Alge im Oktober 1930 zum ersten Male gesammelt und dann an derselben Stelle im folgenden Jahre von Juni an bis zum Herbst fortlaufend beobachtet. Im Winter erhält der Standort keine künstliche Wasserzufuhr, ist also nur auf atmosphärische Niederschläge angewiesen.

IV. *Tribonema utriculosum* HAZEN = *Conferva utriculosa* Kütz. (Abb. 18.)

Als vierte von mir beobachtete Art ist eine vielkernige Form zu nennen, die ihrem ganzen Charakter zufolge der *Tribonema utriculosum* im Sinne Hazens entspricht. Wie bereits früher bemerkt, steht sie auch, so weit man aus der gegebenen Diagnose schließen kann, der von Pascher aufgestellten



Abb. 18. *Tribonema utriculosum* (*Conferva utriculosa* Kütz.), Säurefuchsin, Kanadabalsam. Vergr. ca. 1000.

Tribonema viride sehr nahe oder ist mit dieser vielleicht sogar identisch. Bemerkenswert erscheint mir dabei, daß diese Art in Kulturen nicht gut fortkommt, ein Verhalten, das auch Pascher für seine *Tribonema viride* hervorhebt.

Die Fäden sind ziemlich dick, mit derber Membran, 12—14 μ breit, $2\frac{1}{2}$ bis 4mal so lang; Chromatophoren 6—8 in der Zelle, relativ groß mit unregelmäßigen Umrissen. In jeder Zelle liegen zahlreiche Kerne.

Zoosporen wurden bei dieser Art weder von mir beobachtet, noch finden sich dementsprechende Angaben im einschlägigen Schrifttum. Das Material war außerordentlich empfindlich und wuchs in den Kulturen nicht gut. Fundstellen bildeten die künstlichen Entwässerungsgräben in den Nuthewiesen bei Potsdam. Diese *Tribonema*-Art scheint wie *Tribonema binucleatum* recht selten zu sein.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Darstellung verfolgt unter gleichzeitiger Berücksichtigung von Freilandbeobachtungen und historischen Betrachtungen den Zweck, an Hand von Kulturen einen Beitrag zur Oekologie und Systematik der Heterokontengattung *Tribonema* zu liefern.

Die Kulturen wurden in Nährlösungen und auf Agar verschiedenster Zusammensetzung gezogen. Als günstigstes Medium erwies sich eine Nährlösung nach Kolkwitz mit Zusatz von Erdabkochung nach Schreiber und Foyn, und ein Nähragar folgender Zusammensetzung:

Agar 0,5 %,
½ Nährsalztablette nach Kolkwitz,
Kaliummonophosphatlösung 0,1 % 150 ccm (besonders zum Ansäuern),
destill. Wasser ad 1000 ccm.

Als wesentlich günstiges Moment zeigte sich die Herabsetzung der aktuellen Azidität des Agar durch Zusatz der 0,1proz. Kaliummonophosphatlösung. Zusatz von aktiver Kohle zu den von mir benützten Nährlösungen verhinderte oder verzögerte zum wenigsten die sonst gewöhnlich eintretenden Erschöpfungerscheinungen des Wachstums. Der Zusatz von aktiver Kohle zu einem Nährsubstrat führt also zu demselben Ergebnis wie ein Zusatz von Erdabkochung. Auf Nähragar zeigten die Kulturen eine für alle untersuchten Arten gleichartige, gekräuselte Wuchsform. Reinkulturen wurden durch Absenkung des pH-Standards bis auf 3,76 erzielt.

Die Kulturen ermöglichten die Beobachtungen sämtlicher vegetativer Fortpflanzungserscheinungen, in erster Linie der Akineten und Aplanosporen. Zoosporenbildung wurde durch chemische und physikalische Reize bzw. die Kombination beider hervorgerufen. Durch bestimmte Versuchsanordnung gelang es, die Zoosporenbildung zu einem gewünschten Zeitpunkte zu erzielen. Kopulationsversuche hingegen schlugen fehl.

Bei den zytologischen Untersuchungen ergab sich, daß die schon von Derbès und Solier beobachteten Körnchen aus Kalziumsulfatkristallen bestehen.

Neben fettem Öl wurde als neuer Reservestoff Volutin nachgewiesen.

Bei der Kernuntersuchung lieferten Dauerpräparate, die nach Kolbe vor der Durchführung durch die Alkoholreihen in Agar gebettet worden waren, die besten Ergebnisse, wenngleich bei der Kleinheit des Kerns die Chromosomenzahl nicht mit völliger Sicherheit festgestellt werden konnte; höchstwahrscheinlich beträgt sie 8.

Als systematisch von ausschlaggebender Bedeutung erwies sich die Feststellung der Kernzahl. In dem zur Untersuchung herangezogenen Material fanden sich, zum Teil auch durch andere morphologische Eigentümlichkeiten voneinander getrennt, 4 Sippen, von denen 2 ein-, 1 zwei- und 1 vielkernig waren. Die beiden einkernigen Formen wurden als *Tribonema bombycinum* und *Tribonema minus*, die vielkernige als *Tribonema utriculosum* angesprochen, während die zweikernige Sippe sich als eine neue Art erwies, die möglicherweise bereits von Pascher 1925 (ohne Angaben über den Kern) beschrieben, aber nicht benannt worden ist. Sie ist von mir als *Tribonema binucleatum* eingeführt worden.

Durch die Berücksichtigung der Kernzahl, die meinen Feststellungen entsprechend eine systematisch wesentlich größere Bedeutung als die Gestalt der Schwärmer besitzt, dürfte somit der systematischen Gliederung der schwierigen Gattung *Tribonema* ein neuer Weg gewiesen sein.

Ohne Studium des Kernes scheint mir eine sichere Kennzeichnung der Arten nicht möglich zu sein.

In ökologischer Beziehung erwiesen sich die *Tribonema*-Arten als besonders widerstandsfähig gegen einen hohen Eisengehalt des Wassers.

Literaturverzeichnis.

- Agardh, C. A., Synopsis Algarum Scandinaviae. Lund 1817.
- Systema Algarum. Lund, Lit. Berlingianis 1824.
- Allorge, P., Hétérocontes ou Xantophycées? Revue algologique 1930, T. 5.
- Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig, Arthur Felix, 1886.
- Bohlin, Knut., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Oefvers. af Kongl. Vet. Akadem. Förhandlingar. Stockholm 1897.
- Studier öfver Nagra Slågten af Alggrupper *Confervales* Borzi. Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Afdelning III, Tjugutredje Bandet. Stockholm 1898, p. 49.
- Borge, O., Australische Süßwasserchlorophyceen. Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. XXII. Stockholm 1896, p. 6.
- Algen aus Argentina und Bolivia. Ark. för Bot. VI, Nr. 4. Upsala und Stockholm 1906, S. 3 und 4.
- Zellpflanzen Ostafrikas, gesammelt auf der Akademischen Studienfahrt 1910. Teil VIII, Süßwasseralgen. Hedwigia 1928, Bd. 68, S. 93—114.
- Borzi, A., Studi algologici, Fasc. 1. Messina 1883.
- Braun, A., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Freiburg i. B. 1849—1850.
- Über *Chytridium*, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse auf Algen und Infusorien. Abh. d. Kgl. Akademie d. Wissenschaften. Berlin 1856, S. 31.
- Bristol, B. M., On the Alga-Flora of some desiccated English soils: an important factor in soil biology. Annals of Botany, London, 1920, Vol. 34.
- Chodat, R. und Grintzesco, I., Sur les méthodes de culture pure des algues vertes. Actes du premier Congrès International de Botanique. Lons-le Saunier 1900.
- Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.
- Monographies d'algues en culture pure. Flore Cryptogamique Suisse, Bern 1913, Vol. 4, Fasc. 2.
- Cholodny, N., Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1922, Bd. 40, Nr. 9, S. 326—346.
- Collins, F. S., Green algae of North America. New York 1912. Nachtrag 1917? Nachtrag 1928?
- Denis, M., Revue des travaux parus sur les algues. Revue générale de Botanique, Paris 1925, T. 37.
- Derbès, A., und Solier, A. J. J., Mémoire sur quelques points de la physiologie des algues. Compt. rend. Hebdomadaires d. Séances Acad. Scienc. Paris 1856, T. suppl. 1, p. 3, 18, 21.
- Dillwyn, L. W., British Confervae... London 1809.
- Fischer, A., Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 14, S. 133 (1884).
- Frank, A. B., siehe unter Leunis.

- Frémy, P., Algues provenant des récoltes de M. Henri Gadeau de Kerville dans le canton de Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne). Extrait du Bull. de la Soc. des Amis des Scienc. naturell. de Rouen. Rouen 1930.
- Fritsch, F. E., Contributions to our knowledge of the freshwater algae of Africa. 2. A first Report on the freshwater algae mostly from the Cape Peninsula in the Herbarium of the South African Museum. Annals of the South African Museum, Vol. 9, p. 569 (1918).
- 3. Freshwater algae, mainly from the Transkei Territories Cape Colony. Transact. of the Royal Soc. of South Africa, Vol. 9, p. 59 (1921).
- und Rich. F., 4. Freshwater and subaerial algae from Natal. Transact. of the Royal Soc. of South Africa, Vol. 11, p. 354 (1924).
- — 7. Freshwater algae from Griqualand West. Transact. of the Royal Soc. of South Africa, Vol. 18, p. 70 (1928).
- Fritsch, F. E. and Rich, F. L. Studien on the occurrence and reproduction of British freshwater algae in Nature, 3. A four years observation of a freshwater pout. Annales de biologie lacustre, Vol. 6, p. 33—115 (1913).
- Gaidukov, N., Über die Eisenalge *Conferva* und die Eisenorganismen des Süßwassers im allgemeinen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 23, Nr. 6, S. 250—253 (1905).
- Gay, Fr., Sur la formation des kystes chez les Chlorosporées. Bull. de la Soc. Bot. de France, Paris 1886, T. 33 (Série 2, T. 8), p. 55.
- Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse Paris 1891.
- Geitler, L., Über das Auftreten von Karotin bei Algen und die Abgrenzung der Heterokonten. Oesterr. Bot. Zeitschr., Bd. 79, Nr. 4, S. 319—322 (1931).
- Gerneck, R., Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. z. Botan. Zentralbl., 2. Abt., Bd. 21, Nr. 3, S. 254 (1907).
- Grimme, A., Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung in ihrer Wirkung auf die Membran, den Protoplasma und die Einschlüsse der Bakterienzelle. Orig., Zbl. Bakt. 1. Abt. Orig., Bd. 32, S. 172—180, 241—247 (1902).
- Grintzesco, I., siehe unter Chodat und Grintzesco.
- Hansgirg, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. Prag 1886.
- Hazen, E., The Ulotrichaceae and Chaetophoraceae of the United States. Memoirs of the Torrey Botanical Club, New York 1902, Vol. 11, Nr. 2.
- Heering, W., Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins. I. Teil: Heterokontae. 3. Beih. z. Jahrb. d. Hamburger Wiss. Anst., Hamburg 1906, Bd. 23.
- Istvanffi, J. v., Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Bd. 2, 2. Teil, 1. Sect., p. 114. Wien 1898.
- Itzigsohn, H., Über die Algengattung *Psichohormium*. Flora 1854, N.R. 12. Jg., Bd. 1.
- Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. S. 346.
- Kützing, Tr. Fr., Phycologia generalis. Leipzig 1843.
- Species Algarum. Leipzig 1849.
- Tabulae Phycologicae. Bd. 3, 4, 5 und 10, Nordhausen 1855.
- Lagerheim, G. v., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Confervaceae. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 5, S. 409—417 (1887).
- Eine Präpariermethode für trockene mikroskopische Pflanzen. Bot. Zbl., Bd. 18, Nr. 19, S. 183 (1884).
- Studien über die Gattungen *Conferva* und *Microspora*. Marburg 1889.
- Lemmermann, E., Über das Vorkommen von Algen in den Schläuchen von *Utricularia*. Abhandl. Nat. Ver. Bremen 1914, Bd. 23.

- Leunis, J., Synopsis der Pflanzenkunde. 3. Aufl. v. A. B. Frank, Bd. 3: Spezielle Botanik. Kryptogamen. Hannover 1886.
- Lowe, Ch. W., Freshwater algae and freshwater diatoms. In: Report of the Canadian Arctic Expedition 1913—1918, Vol. 4, Bot. Part A, Ottawa 1923.
- The freshwater algae of Central Canada. Royal Soc. of Canada 1924, Sect. V, p. 47.
- Luther, A., Über *Chlorosaccus*, eine neue Gattung der Süßwasseralgen. Bihang till Kongl. Svenska Vet.-Akad-Handlingar, Vol. 24, Afd. III, No. 13, Stockholm 1899.
- Marsson, M., Die Abwasser-Flora und -Fauna einiger Kläranlagen bei Berlin und ihre Bedeutung für die Reinigung städtischer Abwässer. Mitt. a.d. Kgl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung und Abwässerbeseitigung zu Berlin 1904, Heft 4, S. 125—166.
- Meyer, Arthur, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Zeitung, I. Abt., Bd. 62, Nr. 7, S. 113—128 (1904).
- Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Dissertation Breslau 1888.
- Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd. 2: Algen, 1. Teil (1907).
- Möbius, M., Australische Süßwasseralgen. Flora od. Allg. Bot. Zeitung, H. 3, S. 436 (1892).
- Molisch, Hans, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892, S. 17.
- Mikrochemie der Pflanze. 2. Aufl. Jena, Gustav Fischer, 1921.
- Nordstedt, O., De Algis aquae dulcis et de Characeis ex insulis Sandvicensibus a Sv. Berggren 1875 reportatis. Lund 1878, p. 18.
- Botaniska Notiser. För Ar 1906, H. 3, p. 120. Lund 1906,
- Pascher, A., Zur Gliederung der Heterokonten. Hedwigia 1913, Bd. 53, Nr. 1/2. S. 6—22.
- Über Flagellaten und Algen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 32, Nr. 2, S. 136—160 (1914).
- Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 39, Nr. 7, S. 236—248 (1921).
- Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Heft 11: Heterokontae .. Jena 1925.
- Zur Kenntnis der heterokonten Algen. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 69, S. 401—451 (1930).
- Über einige neue oder kritische Heterokonten. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 77, S. 338 bis 339 (1932).
- Petersen, J. Boye, Studier over Danske aerofile Alger. Det Kgl. Danske Vid. Selsk. Skr. 7. Reihe, Naturv. of Math. Afd. XII, 7. Kopenhagen 1915.
- The Aerial Algae of Iceland. 1928.
- Poulton, E., Etudes sur les Hétérocontes. Bull. Soc. Botan. de Genève 1925, 2. Sér., T. 17.
- Pringsheim, E. G., Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. V. Mitt. Beitr. z. Biologie d. Pflanze, Bd. 14, Nr. 3 (1926).
- Printz, H., In: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 3, S. 377 (1927).
- Rosenberg, M., Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Botrydium granulosum* GREV., Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 79, Nr. 4, S. 289—296 (1931).
- Rosenvinge-Kolderup, I. L. A., *Ulothrix* og *Conferva*. Bidrag till Kundskaben om Slaegtarne *Ulothrix* og *Conferva*.. Bot. Tidsskrift 1879.
- Schaarschmidt, J., Némely Chlorosporeak vegetativ alakvaltozasarol. Von der vegetativen Formveränderung mancher Chlorosporeen. Just's Jahresber. Bd. 11, 1. Abt. 1883, Ref. Nr. 67. Berlin 1885.
- Scherffel, A., Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen.... Botan. Ztg., Bd. 59, 1. Abt. S. 149 (1901).
- Schmidle, W., Süßwasseralgen aus Australien. Flora, Bd. 82, S. 300 (1896).

- Schmidt, Ernst, Ausführliches Lehrbuch der pharmazeutischen Chemie. 2. Bd.: Organische Chemie, Braunschweig 1901.
- Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinlande und Westfalens. 4. F., Bd. 10 (40), S. 85, Bonn 1883.
- Schussnig, B., Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 1926, Bd. 74/75, S. 195—272.
- Steinecke, Fritz, Der Stammbaum der Algen nach serodiagnostischen Untersuchungen dargestellt. Botan. Arch. Königsberg 1925, Bd. 10.
- Strasburger, E., Das Botanische Praktikum. 6. Aufl. Jena 1921.
- Thuret, M. Gustave, Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. Ann. Scienc. natur., Paris 1850, 3. sér. (Botanique), Bd. 14.
- Tiffany, K. H., A physiological study of growth and reproduction among certain green algae. Diss. 1923. Dep. of Botany, Ohio State University.
- De-Toni, J. Bapt., Sylloge Algarum omnium huiusque cognitarum. 1. Bd.: Chlorophyceae. Patavii 1889.
- Uspenski, E. E., Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Pflanzenforsch., H. 9. Jena 1927.
- Vaucher, Jean-Pierre, Histoire des conferves d'eau douce. Genève 1803.
- Wehrle, Emil, Studien über Wasserstoffionenkonzentrationsverhältnisse... Ztschr. f. Botanik, Bd. 19, S. 209—287 (1927).
- West, W., und G. S., On some freshwater algae from the West Indies. Journ. of the Linnean Soc., London 1894, Vol. 30, p. 265.
- West, G. S. and F. E. Fritsch, A treatise on the British freshwater algae. Cambridge 1927.
- Wettstein, Richard v., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig - Wien 1923. Bd. 1, S. 148.
- Wildeman, E. de, Flore des algues de Belgique. Bruxelles 1896.
- Wille, N., Om Hvileceller hos Conferva (L.) Wille. Oefversigt af Kongl. Vet. Akad. Förhandlingar, Stockholm 1881, Nr. 8.
- Algologische Mitteilungen. Jahrb. wiss. Botanik (Pringsheim), Berlin 1887, Bd. 18, S. 437—443, S. 459—473, S. 492—518.
- In: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1. Teil, 2. Abt., Leipzig 1911.
- Ziegenspeck, H., Amyloid in jugendlichen Pflanzenorganen als vermutliches Zwischenprodukt bei der Bildung von Wandkohlehydraten. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Berlin 1919, Bd. 37, Nr. 6, S. 273—278.

Lebenslauf.

Am 3. August 1903 wurde ich als Tochter des Prokuristen Richard Hawlitschka und seiner Ehefrau Elsbeth geb. Leo in Berlin-Friedenau geboren. Ich bin evangelisch. Von Oktober 1910 bis April 1918 besuchte ich das Königin-Luise-Lyzeum in Friedenau, ging dann auf die staatliche Augusta-Schule, Berlin, Studienanstalt gymnasialer Richtung, über und bestand dort im März 1924 das Abitur. Ich widmete mich der Apothekerlaufbahn und trat am 1. April 1924 als Praktikantin in die Fichtenberg-Apotheke des Herrn Wachsmann, Berlin-Steglitz, ein. Nach Ablauf der 2 Lehrjahre bestand ich im März 1926 meine pharmazeutische Vorprüfung, der sich eine 1jährige Assistentenzeit anschloß. Im April 1927 wurde ich an der Friedrich-Wilhelm-Universität zu Berlin immatrikuliert und legte nach 4 Semestern pharmazeutischen Studiums das Staatsexamen ab. Während des Sommersemesters 1929 arbeitete ich im Pflanzenphysiologischen Institut in Dahlem bei Herrn Prof. Dr. Kniep. Im September 1929 wurde die vorliegende Arbeit in der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene bei Herrn Prof. Dr. Kolkwitz begonnen und im Dezember 1931 abgeschlossen. Ich hörte bzw. arbeitete bei folgenden Professoren und Dozenten: Anselmino, Czaja, Diels, Gilg, Kniep, Köhler, Kolkwitz, Maier, Mannich, Pilger, Sabalitschka, Schürhoff, Schwemmle, Thoms. Allen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

